ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 89

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2004

УДК 581.46 : 582.949.27

© Е. В. Байкова

СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ И МОРФОГЕНЕЗ ТЫЧИНОК В РОДЕ *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

E. V. BAIKOVA. STRUCTURAL TYPES AND MORPHOGENESIS OF STAMENS IN THE GENUS *SALVIA* (*LAMIACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383-2) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 09.01.2003

На материале, собранном с интродуцированных растений, исследована морфология тычинок у 30 видов рода *Salvia* из 11 секций, из них у 17 модельных видов — в развитии. Установлена единая для всех видов схема морфогенеза андроцея: раннее прекращение формирования зачатков задних тычинок и асинхронное развитие передней и задней частей пыльника передних тычинок. У большинства видов на абаксиальной стороне переднего колена связника разрастаются периферические ткани, фертильные в примитивных типах тычинок и стерильные в продвинутых типах. Для некоторых видов характерно раннее прекращение развития передней части пыльника. Выделены 5 структурных вариантов андроцея шалфеев. Эволюция андроцея в значительной степени определила филогенез рода *Salvia* и дифференциацию подродов и секций. Аналогичные структурные варианты тычинок сформировались параллельно в нескольких филогенетических ветвях как в Старом, так и в Новом Свете.

Ключевые слова: андроцей, тычинка, морфогенез, адаптивная эволюция, эволюционные ряды, *Salvia*.

Цветки всех современных представителей рода *Salvia* специализированы: для них характерны билатеральная симметрия, трубчатые части, сростнолепестный венчик и сростнолистная чашечка. В отличие от большинства родов губоцветных число тычинок у шалфеев сокращено до двух (задние тычинки преобразованы в стаминодии, реже отсутствуют), что соответствует одному из критериев специализации цветка по А. Л. Тахтаджяну (1954). О высокой специализации тычинки свидетельствуют ее морфологические особенности, в том числе разрастание в ширину дорсивентрально уплощенного связника (рис. 1, 2). Даже в наиболее примитивных типах тычинки связник сопоставим по ширине с длиной тычиночной нити. В специализированных тычинках шалфеев (рис. 2, *д*—*р*) фертильная тека формируется лишь в задней части пыльника, а разросшееся переднее колено связника функционирует как «противовес» при опылении (Sprengel, 1979; Цвелёв, 1981; Фегри, Пэйл, 1982; Hedge, 1993).

Формирование комплекса морфологических признаков репродуктивной сферы в роде *Salvia* происходило в связи с приспособлением к выполнению двух важнейших биологических функций — опыления и диссеминации. Разнообразные способы диссеминации обеспечивает чашечка, сохраняющаяся при плодах, часто разрастающаяся, иногда ярко окрашенная (Левина, 1957). Адаптация к перекрестному опылению (мелитофилия, реже орнитофилия) связана с формированием различных

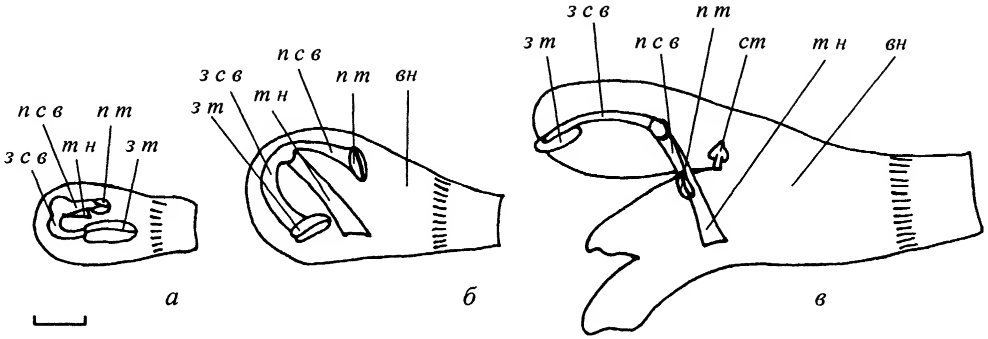


Рис. 1. Положение тычинок при раскрывании цветка *Salvia stenophylla.*

а—в — последовательные этапы, *в н* — венчик, *з с в* — заднее колено связника, *з т* — задняя тека, *п с в* — переднее колесо связника, *п т* — передняя тека, *с т* — стаминодий, *т н* — свободная часть тычиночной нити. Масштабная линейка — 1 мм.

структурно-функциональных типов венчика и андроцея (Байкова, 1998). Признаки отдельных частей тычинок (связника, нити, пыльцевых гнезд) соотносятся друг с другом и с совокупностью признаков венчика посредством морфо-физиологических (по Северцеву, 1939) или динамических (по Шмальгаузену, 1939) филетических корреляций (координаций). Таким образом, адаптация шалфеев к специализированным опылителям обусловила образование цветков достаточно сложной биомеханической конструкции (Meeuse, Morris, 1984; Speck, Claßen-Bockhoff, 2000; Claßen-Bockhoff, 2002; Suballyet al., 2002; Wester, Claßen-Bockhoff, 2002).

Процессы специализации цветка в связи с перекрестным опылением в значительной степени определили филогенез рода *Salvia* и дифференциацию внутриродовых таксонов. Эволюционное становление подродов и секций, традиционно выделяемых на основании морфологических признаков репродуктивной сферы (Bentham, 1833, 1876; Briquet, 1897), было связано прежде всего с формированием различных структурно-функциональных типов «аппарата опыления». Таким образом, исследование основных закономерностей и этапов морфологической эволюции андроцея позволяет пролить свет на эволюционные отношения в роде *Salvia.*

О путях преобразований андроцея в историческом аспекте можно судить лишь косвенно, однако изучение его формирования в онтогенезе доступно для непосредственного наблюдения и позволяет получить ценную информацию как для сравнительно-морфологических интерпретаций, так и для построения филогенетических гипотез. Проследить историческую преемственность форм позволяет опора на гомологии (Мамкаев, 2001). Несмотря на отмеченную Б. М. Козо-Полянским (1937) ограниченность онтогенетического метода в решении проблем филогении растений, было показано, что изучение онтогенеза при корректном сопоставлении с данными сравнительной морфологии дает возможность различить гомологичные и аналогичные структуры, т. е. понять «природу того или иного органа» (Первухина, 1979, с. 68). Это и обусловило постановку задач настоящего исследования — сравнительное изучение морфологии андроцея у шалфеев из различных подродов и секций в ходе его формирования, выявление модусов морфологической эволюции и анализ полученных данных в рамках существующих систем рода. Исследования морфогенеза и биомеханики тычинок некоторых видов шалфея проводятся в последние годы также в университете г. Майнц (Германия).

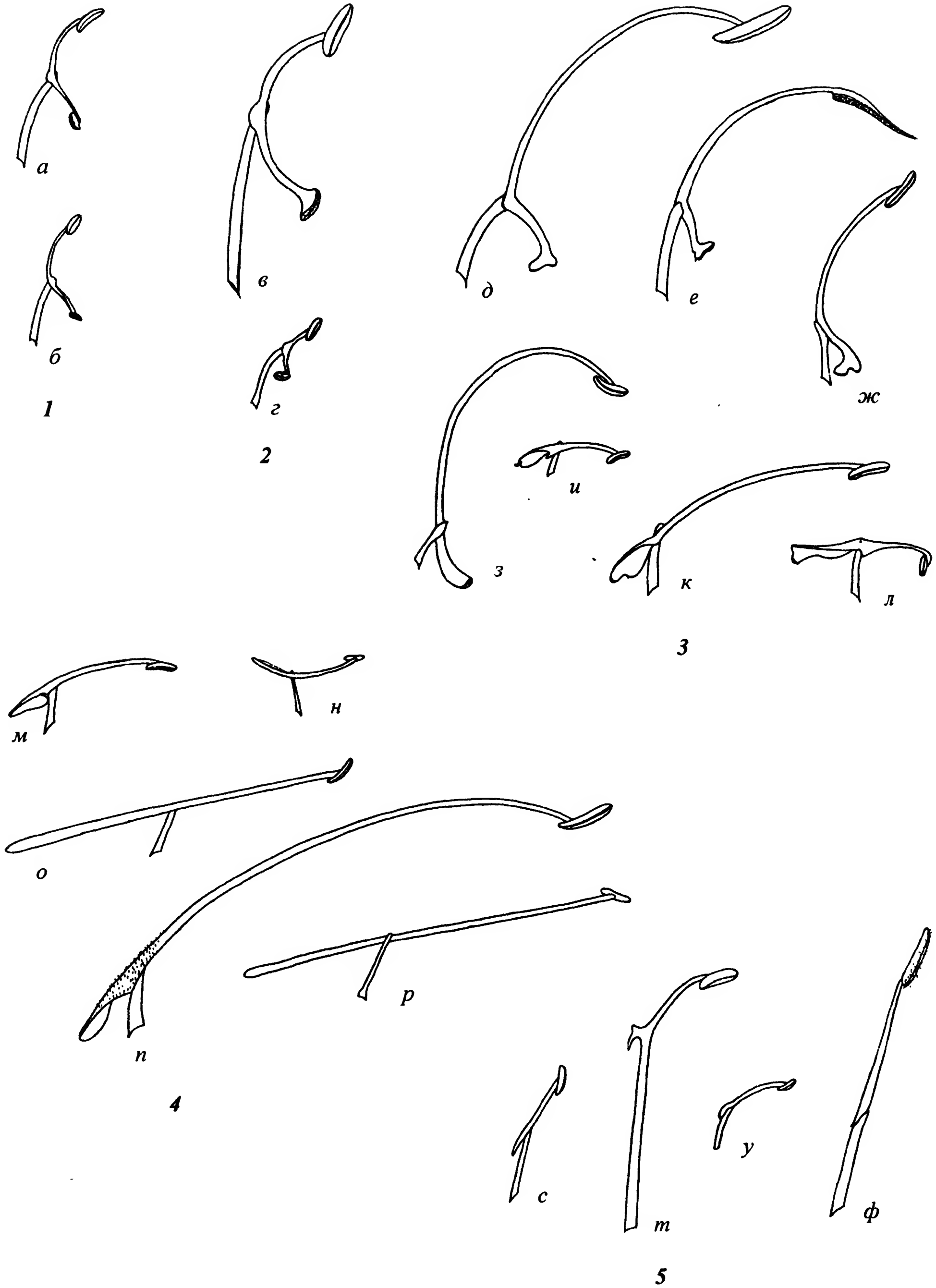


Рис. 2. Основные структурные типы тычинок в роде *Salvia*.

1 — *S. stenophylla* (*а*), *S. taraxacifolia* (*б*); *2* — *S. przewalskii* (*в*), *S. officinalis* (*г*); *3* — *S. forskahlei* (*д*), *S. glutinosa* (*е*), *S. canariensis* (*ж*), *S. sclarea* (*з*), *S. verbenaca* (*и*), *S. cadmica* (*к*), *S. dumetorum* (*л*); *4* — *S. viridis* (*м*), *S. tiliaefolia* (*н*), *S. splendens* (*о*), *S. patens* (*п*), *S. coccinea* (*р*); *5* — *S. verticillata* (*с*), *S. baldshuanica* (*т*), *S. scapiformis* (*у*), *S. apiana* (*ф*).

Материал и методика

На материале, выращенном на интродукционных участках Центрального сибирского ботанического сада СО РАН в Новосибирске (ЦСБС), было изучено строение андроцея у 30 видов рода *Salvia* из 11 секций[1] (по системе Bentham, 1833): *S. officinalis* L., *S. taraxacifolia* Coss. ex Hook. f. (sect. *Salvia*), *S. canariensis* L.* (sect. *Hymenosphace* Benth.), *S. glutinosa* L.*, *S. forskahlei* L.*, *S. przewalskii* Maxim.* (sect. *Drymosphace* Benth.), *S. viridis* L.* (sect. *Horminum* (Moench) Benth.), *S. sclarea* L., *S. aethiopis* L. (sect. *Aethiopis* (Moench) Benth.), *S. pratenis* L.*, *S. nemorosa* L., *S. deserta* Schangin, *S. amplexicaulis* Lam., *S. verbenaca* L.*, *S. nutans* L., *S. austriaca* Jacq., *S. jurisicii* Cošanin* (sect. *Plethiosphace* Benth.), *S. arizonica* A. Gray*, *S. patens* Cav.*, *S. reflexa* Hornem.*, *S. hispanica* L.*, *S. coccinea* Etl.*, *S. farinacea* Benth., *S. tiliaefolia* Vahl*, *S. splendens* Sellow ex Roem. et Schult.* (sect. *Calosphace* Benth.), *S. carduacea* Benth. (sect. *Echinosphace* Benth.), *S. columbariae* Benth. (sect. *Pycnosphace* Benth.), *S. stenophylla* Burch. ex Benth.*, *S. nilotica* Juss. ex Jacq. (sect. *Heterosphace* Benth.), *S. verticillata* L.* (sect. *Hemisphace* Benth.). Таким образом, были исследованы представители всех секций, имеющих специализированные типы тычинок. Согласно системе J. Briquet (1897), исследованные виды охватывают 7 из 8 подродов. Растения были выращены из семян, полученных по делектусам, их видовая принадлежность проверена автором по соответствующим региональным сводкам и монографиям.

На материале, полученном из гербариев Ботанического института им. В. Л. Комарова (РАН) (LE) и Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), были исследованы тычинки 4 видов из секции *Calosphace* (*S. fulgens* Cav., *S. hilarii* Benth., *S. purpurea* Cav., *S. rigida* Benth.), а также *S. baldshuanica* Lipsky (subg. *Sanglakia* Pobed.), *S. apiana* Jepson (sect. *Audibertia* Benth.), *S. scapiformis* Hance (sect. *Vernalia* Kudo), видов из секций *Hymenosphace* Benth., *Sogdosphace* R. Kam. et Machmedov, *Eremosphace* Bunge, *Notiosphace* (Benth.) Bunge и подрода *Macrosphace* Pobed.

Соцветие шалфеев — тирс, простой или разветвленный. Степень зрелости цветков в тирсе уменьшается в акропетальном направлении, а в отдельных цимоидах — в центробежном. Поэтому исследование бутонов в пределах соцветия позволяет выявить особенности морфогенеза цветка. Мы изучали строение тычинок в цветках разного возраста в пределах тирса, выбрав по 5 соцветий с модельных растений каждого вида. Соцветия фиксировали в 70-градусном этиловом спирте и препарировали под бинокулярной лупой при 32-кратном увеличении. Отчлененный связник обрабатывали флороглюцином и концентрированной соляной кислотой и затем помещали в глицерин. Изготовленные таким образом временные препараты изучали с помощью светового микроскопа Carl Zeiss при 84-кратном увеличении. Исследуемые фрагменты гербарных образцов предварительно распаривались кипятком, после чего производилось изготовление препаратов по описанной выше методике.

Изменение пространственной ориентации тычинок в ходе развития и распускания цветков изучена на растениях *S. canariensis*, *S. glutinosa*, *S. forskahlei*, *S. przewalskii*, *S. viridis*, *S. aethiopis*, *S. pratensis*, *S. amplexicaulis*, *S. patens*, *S. reflexa*, *S. tiliaefolia*, *S. splendens*, *S. stenophylla*, *S. verticillata* из интродукционной коллекции ЦСБС. Было просмотрено не менее 50 цветков каждого вида.

---

[1] Значком «*» отмечены растения, у которых изучали развитие андроцея, в остальных случаях исследовали морфологию сформированных тычинок.

В связи с существенными морфологическими отличиями тычинки шалфеев от «типичной» тычинки покрытосеменных считаем необходимым дать некоторые терминологические пояснения. В результате значительного разрастания связника в ширину в пыльнике шалфеев выделяются две части, расположенные по разные стороны от тычиночной нити — передняя и задняя (рис. 1). Задняя часть пыльника объединяет заднее колено связника и заднюю теку, всегда фертильную. Передняя часть пыльника состоит из переднего колена связника и передней теки, более или менее редуцированной, часто стерильной. Здесь и далее определения «передний» и «задний» даны в соответствии с положением относительно тычиночной нити на начальных этапах формирования цветка, как это принято в отечественной литературе (Победимова, 1954; Махмедов, 1984). В большинстве зарубежных источников передние колено и тека обозначаются как нижние, а задние — как верхние (по положению в распустившемся цветке). Термином «тычиночная нить» мы называем далее свободную часть тычиночной нити, не сросшуюся с венчиком.

Результаты исследования

Редуцированные задние тычинки (стаминодии) имеют у исследованных видов сходное строение. Это дорсивентрально уплощенные образования, их дистальная часть расширена и в бутоне изогнута адаксиально. В полностью сформированном цветке в расширенной части стаминодия часто заметны 1—2 боковых ответвления центральной жилки (табл. I, *1*, *2*). В процессе морфогенеза цветка размеры стаминодиев увеличиваются незначительно по сравнению с передними тычинками. Так, среди исследованных нами видов задние тычинки наименее редуцированы у *S. glutinosa* (2 мм длины в раскрывшемся цветке). В бутонах 1 мм длины стаминодии *S. glutinosa* имеют длину 0.2 мм, в бутонах 2.5 мм — 0.3 мм, в бутонах 4 мм — 0.6 мм.

Передние тычинки на ранних этапах развития (в бутонах 0.5—0.7 мм дл.) у всех исследованных видов соответствуют единому плану строения. Нить около 0.14 мм дл. непосредственно переходит в связник, в заднем колене которого уже формируется фертильная тека 0.14—0.20 мм дл. (стерильный участок заднего колена на этом этапе не превышает 0.05 мм). Переднее колено представлено выростом около 0.11 мм, в основание которого входит из тычиночной нити едва заметное боковое ответвление проводящей системы (табл. II, *4*). У шалфеев, сформированные тычинки которых имеют 2 фертильные теки, в периферической зоне переднего колена связника уже заметна спорогенная область. Впоследствии происходит быстрое развитие передних тычинок, сопровождающееся увеличением размеров задней фертильной теки и дальнейшим разрастанием связника в ширину. Его переднее колено приобретает комплекс характерных для каждого вида морфологических признаков, обусловленных адаптацией к определенному способу опыления. Далее мы рассмотрим формирование и развитие передней части пыльника у видов шалфея.

У тычинки наименее специализированного типа в обеих частях пыльника имеются фертильные гнезда; связник дугообразно изогнут, оба колена в раскрывшемся цветке направлены вперед, так что обе теки, задняя и передняя, выносятся из зева. В таком аппарате опыления переднее колено связника еще не приобрело специфической роли «противовеса», а выполняет свою исходную функцию носителя микроспорангиев, однако уже частично редуцированную (передняя тека меньше задней). Этот тип тычинки характерен для большинства секций подрода *Leonia* (La Llave et Lex.) Benth. (за исключением секций *Hemisphace* Benth., *Sanglakia* (Pobed.) Machmedov и *Vernalia* Kudo), а также для подродов *Salvia* (за исключением секции *Drymosphace* Benth. s. str.), *Macrosphace* и секции *Hymenosphace* подрода *Schraderia* Briq. Последнюю секцию некоторые (Махмедов, 1984) рассматривают в составе подрода *Salvia*. Морфогенез тычинки такого типа исследован нами на примере *S. stenophylla* (секция *Heterosphace* Benth.) и *S. przewalskii* (секция *Eurysphace* E. Peter).

У *S. stenophylla* (бутоны около 1.5 мм дл.) в периферической зоне переднего колена связника дифференцируется фертильная тека около 0.3 мм дл. (задняя тека в это время имеет длину около 0.5 мм). Формирование пыльцевых гнезд происходит из краевых тканей, расположенных над входящей в связник жилкой. Из-за разрастания периферических тканей при формировании теки проводящий пучок изгибается вниз и его дистальная часть располагается параллельно теке (табл. I, *3*). В отличие от задней теки, прикрепленной к связнику только на небольшом серединном участке, передние пыльцевые гнезда располагаются на поверхности связника и соединены с ним по всей длине, что является достаточно примитивным признаком. Дальнейшее развитие тычинки связано с ростом нити, связника и пыльцевых гнезд, однако передняя тека «отстает» в развитии от задней (так, в бутоне 3.3 мм дл. теки равны соответственно 0.5 и 1 мм). На поздних этапах развития тычинки происходит дальнейший рост связника, изгиб пучка в переднем колене уменьшается и передняя тека оказывается несколько смещенной вверх (табл. I, *4*).

Нить тычинки первоначально не отграничена от связника, однако впоследствии образуется их подвижное сочленение. В бутоне тычинки располагаются внутри трубки венчика, при этом тычиночная нить направлена вверх, вдоль оси цветка, а оба колена связника отогнуты вниз, к основанию трубки (рис. 1, *а*). При распускании цветка тычиночная нить отклоняется адаксиально, принимая почти перпендикулярное к оси цветка положение. Связник поворачивается относительно места прикрепления к нити (подвижное сочленение!), так что оба его колена перемещаются из трубки вверх, вынося обе теки из зева (рис. 1, *б*). При повороте связника изменяется ориентация его колен: заднее колено в раскрывшемся цветке оказывается в переднем положении (верхнем), переднее — в заднем (нижнем). Вследствие меньшей длины переднего колена передние гнезда пыльника расположены ближе к зеву, чем задние (рис. 1, *в*).

Тычинки у *S. przewalskii* разиваются подобно тычинкам *S. stenophylla*, однако по некоторым признакам более специализированы. Стерильные периферические ткани связника у *S. przewalskii* развиты сильнее, проводящий пучок в переднем колене связника изогнут даже в полностью сформированной тычинке (табл. I, *5*). На заключительных этапах формирования цветка (бутоны 9—10 мм дл.), когда передние части пыльников обеих тычинок оказываются сближенными, происходит их срастание в месте соприкосновения — на небольшом участке в верхней части адаксиальных пыльцевых гнезд (табл. I, *20*). Подобное постгенитальное срастание соответствует термину «слияние поверхностей» (Sattler, 1978). Оно играет важную роль при опылении, обеспечивая согласованное функционирование обеих тычинок в составе единого «аппарата», в котором передние половинки пыльников приобретают дополнительную функцию противовеса. Срастание тычинок фертильными передними теками характерно для многих видов из секций *Eurysphace* и *Salvia* (в том числе, для исследованного нами *S. officinalis*), а также для шалфеев из секции *Hymenosphace* (Победимова, 1954; Li Xi-wen, Hedge, 1994).

Основное направление специализации андроцея в роде шалфей — разрастание периферических стерильных тканей переднего колена связника и редукция пыльцевых гнезд, обусловленная прекращением развития теки на все более ранних этапах. В полностью сформированных цветках шалфеев Старого света из секций *Drymosphace*, *Nactosphace*, *Aethiops*, *Plethiosphace* и *Horminum* передняя тека еще представлена стерильным рудиментом, более или менее редуцированным. Например, у *S. glutinosa* стерильная передняя тека весьма протяженная и занимает всю боковую поверхность связника (табл. I, *6*), так же как и фертильная тека у рассмотренного выше *S. przewalskii*. У *S. forskahlei*, *S. pratensis* и *S. verbenaca* стерильная передняя тека существенно меньших размеров и располагается лишь в верхней части боковой поверхности связника (табл. I, *8*, *9*). Передняя тека у *S. jurisicii*, *S. nutans* и *S. canariensis* еще более редуцирована (табл. I, *10*—*12*). У *S. viridis* ее рудимент едва различим (табл. I, *16*).

Формирование переднего колена связника у названных выше видов происходит по той же общей схеме, что и у тычинок менее специализированного типа, однако спорогенная ткань не развивается. Так, в бутонах 1.5—2 мм дл. у *S. pratensis*, *S. verbenaca*, *S. jurisicii* и *S. canariensis* в зачатке переднего колена связника не удается различить археспориальные клетки (табл. I, *7*), в то время как в бутонах того же размера у *S. stenophylla* они хорошо видны. Стерильные периферические ткани связника, напротив, разрастаются.

Для специализированных тычинок с редуцированными передними гнездами характерен неравномерный рост стерильных тканей переднего колена связника (дифференциальный рост, по терминологии Имса, 1964). Среди исследованных нами шалфеев Старого Света это явление наиболее выражено у *S. viridis* из древнесредиземноморской секции *Horminum*. На ранних этапах развития переднего колена связника (в бутоне 1.2 мм дл.) проводящий пучок слегка изогнут, а периферические ткани над изгибом начинают разрастаться в виде бугорка, соответствующего зачатку теки (табл. I, *13*,*14*). Впоследствии развитие теки прекращается, но рост краевых стерильных тканей связника продолжается, сопровождаясь дальнейшим изгибанием пучка. В бутоне 4.5 мм дл. пучок изогнут под прямым углом, а его дистальная часть направлена вниз (табл. I, *15*). Последующий неравномерный рост стерильных тканей связника приводит к изменению его формы и еще большему изгибанию пучка. В полностью сформированной тычинке *S. viridis* дистальная часть проводящего пучка загнута вниз под углом около 30°, на поверхности связника едва заметен неразвившийся зачаток теки (табл. I, *16*).

В сформированных тычинках у большинства видов из секций *Plethiosphace* и *Aethiopis* проводящий пучок в переднем колене связника изогнут почти под прямым углом, у *S. glutinosa* угол изгиба пучка составляет около 135°, а у *S. canariensis* и *S. nutans* — около 45°. У *S. glutinosa* и *S. verbenaca* в месте изгиба основного пучка иногда формируется боковое ответвление, направленное наружу, к формирующимся зачаткам пыльцевых гнезд, но никогда не связанное с ними непосредственно.

Разрастание стерильных тканей связника в сочетании с полной редукцией пыльцевых гнезд выражено в наибольшей степени у шалфеев американского подрода *Calosphace*. Лишь у нескольких видов из этого крупнейшего подрода имеются рудиментарные пыльцевые гнезда (*S. axillaris* Moc. et Sessé — Epling, 1939), *S. rypara* Briq. — Claßen-Bockhoff, устное сообщение). У исследованных нами представителей подрода *Calosphace* пыльцевые гнезда не образуются даже в виде недоразвившихся зачатков. Ранее (Байкова, 2000, 2002) была сформулирована гипотеза о 2 различных путях развития связника в этом подроде — изгибании переднего колена и формировании стерильного выроста в его основании. Для экспериментального исследования морфогенеза андроцея были взяты виды, представляющие оба этих варианта. Развитие переднего колена связника на ранних этапах у них не различается и соответствует общей схеме, описанной выше для других шалфеев. В бутонах 1—2 мм дл. переднее колено связника образовано исключительно стерильными тканями. Разрастание в периферической его области, над жилкой, сопровождается изгибанием дистального участка жилки вниз (табл. II, *3*, *5*, *6*, *10*). В дальнейшем процессы роста стерильных тканей происходят неодинаково, что и определяет структурные особенности двух выделенных нами морфологических типов связников.

В первом варианте, исследованном на примере *S. arizonica*, разрастание периферических тканей сопровождается неравномерным ростом всего переднего колена связника, что приводит к дальнейшему изгибанию пучка и колена в целом (табл. II, *11*, *12*). В полностью сформированной тычинке пучок изогнут под острым углом (табл. II, *13*), как и у рассмотренного выше *S. viridis*. Таким образом, один и тот же специализированный структурный тип сформировался параллельно в Старом и Новом Свете в филогенетически отдаленных группах рода. Разрастание периферических тканей связника у *S. arizonica* сопровождается формированием на его поверхности, над местом изгиба пучка, участка, покрытого сосочковидными выростами (табл. II, *11*—*13*), который гомологичен эпидермальному слою стенки пыльника.

Второй вариант морфогенеза тычинки в подроде *Calosphace* исследован на примере *S. tiliaefolia*, *S. splendens*, *S. coccinea*, *S. hispanica*, *S. reflexa* и *S. patens*. Разрастание периферических стерильных тканей связника у этих видов выражено сильнее, чем в предыдущем варианте. В результате над изгибом жилки образуется стерильный вырост, составляющий значительную часть переднего колена связника. У *S. patens* такой вырост относительно невелик (табл. II, *14*) и в нем не формируется ответвление проводящего пучка. У других видов обычно развивается одно или несколько боковых периферических ответвлений основной жилки. У *S. tiliaefolia*, *S. hispanica* и *S. reflexa* такое ответвление всегда одно, оно имеется уже в бутонах 1—1.5 мм дл. (табл. II, *5*, *6*), а у закончивших рост тычинок превышает по длине основную жилку (табл. II, *9*). В переднем колене *S. coccinea* и *S. splendens* часто имеется по 1—3 жилок второго порядка или несколько небольших ответвлений третьего порядка (табл. II, *15*, *17*). На поздних этапах развития переднего колена связника происходит линейный рост его проксимальной части, особенно интенсивный у орнитофильных видов с длинной трубкой венчика. В результате такого роста степень изгиба основного пучка уменьшается. Так, в закончившем рост связнике у *S. splendens*, *S. coccinea*, *S. fulgens* он располагается почти параллельно нижнему краю связника. Лишь иногда у этих видов небольшой дистальный участок основного пучка может быть изогнут вниз (табл. II, *16*). Орнитофильные виды имеют наиболее вытянутое переднее колено связника. Например, в полностью сформированных тычинках *S. splendens* отношение его длины к ширине составляет около 10, у *S. coccinea* — 15 и более.

На заключительных этапах формирования тычинки у некоторых видов подрода *Calosphace* разрастаются поверхностные ткани на нижней стороне переднего колена связника, возле места его прикрепления к тычиночной нити. Образуется стерильный вырост — апофиза. Эта структура характерна для многих американских шалфеев из различных секций подрода *Calosphace* (Epling, 1939; Santos, 1996). Мы наблюдали ее формирование на примере *S. hispanica* и *S. reflexa*. Бугорки на нижней стороне связника появляются лишь в бутонах около 4 мм дл. (табл. II, *7*). В более мелких бутонах зачатки апофизы еще не различимы (табл. II, *5*, *6*), а формообразовательные процессы протекают так же, как и у других видов, не имеющих апофизы. С более поздним заложением и ростом апофизы, очевидно, связано отсутствие ответвления в нее проводящего пучка (табл. II, *8*, *9*). Функциональная роль апофизы не вполне ясна, однако наиболее вероятно ее соответствие «противовесу» в аппарате опыления шалфеев Старого Света. У рассмотренного выше *S. arizonica* на нижней стороне переднего колена связника также имеется выступающий участок, аналогичный апофизе (табл. II, *13*). Однако он принципиально отличается и морфогенетически, и топографически (расположен под окончанием жилки, направлен в сторону тычиночной нити) (Байкова, 2002).

Положение в бутоне специализированных тычинок с разросшимся передним коленом связника на начальных этапах такое же, как и у видов с примитивным типом тычинок. Однако в дальнейшем, одновременно с увеличением длины трубки венчика, наблюдается интеркалярный рост заднего колена связника при фиксированном положении пыльцевых гнезд. В результате заднее колено петлеобразно изгибается вверх, а переднее колено связника остается отогнутым вниз, располагаясь полностью внутри трубки венчика (табл. I, *17*). При раскрывании венчика тычиночная нить отгибается адаксиально, связник поворачивается относительно места прикрепления, его заднее колено выносится вперед и вверх, занимая положение внутри верхней губы венчика, а метаморфизированное переднее колено оказывается в основании зева (секции *Drymosphace*, *Nactosphace*, *Aethiopis*) или внутри трубки венчика (секции *Plethiosphace*, *Horminum*, подрод *Calosphace*) (табл. I, *18*, *19*; табл. II, *18—20*).

На заключительных этапах развития цветка у большинства видов из секций *Drymosphace*, *Nactosphace* и подрода *Sclarea* (за исключением *S. forskahlei* и *S. viridis*) происходит срастание передних частей пыльников обеих тычинок на небольшом участке в верхней части зачатка теки. У *S. forskahlei*, *S. patens* и *S. arizonica* передние стерильные гнезда остаются свободными. У *S. viridis* и большинства исследованных видов подрода *Calosphace* происходит соединение тычинок в зоне контакта (вдоль верхнего края передних колен связников) вследствие переплетения одноклеточных цилиндрических и сосочковидных трихом (Байкова, 2001a).

Рассмотренные выше типы тычинок представляют единое направление морфологической эволюции андроцея в роде шалфей, обусловленное редукцией пыльцевых гнезд и разрастанием стерильных тканей связника в передней части пыльника. Однако для некоторых видов, например *S. verticillata*, характерно прекращение формообразовательных процессов еще на ранних стадиях развития переднего колена связника, когда оно имеет черты общего для рода исходного морфологического типа (табл. II, *1*). Такое переднее колено в ходе морфогенеза сохраняет форму, лишь незначительно увеличиваясь в размерах, и в полностью сформированной тычинке имеет вид небольшого «шиловидного» выроста. Проводящий пучок в нем отсутствует уже на ранних этапах развития, заходя из тычиночной нити лишь в заднее колено. Соединение тычиночной нити со связником, в отличие от большинства шалфеев, у *S. verticillata* неподвижное, хотя сочленение выражено отчетливо (табл. II, *2*).

В нераскрывшемся бутоне *S. verticillata* заднее колено связника отогнуто вниз, так что фертильная тека располагается вдоль тычиночной нити, так же как и зачаток переднего колена. При распускании цветка заднее колено интеркалярно разрастается и отгибается вверх, вынося пыльцевые гнезда из зева, а зачаток переднего колена слегка отклоняется вниз и назад. Однако изменение положения колен связника при распускании цветка у *S. verticillata* происходит не в результате поворота связника в месте сочленения с нитью, а за счет роста и изгибания колен.

Подобные тычинки с крайне редуцированной передней частью пыльника представлены в нескольких секциях подрода *Leonia* s. l., некоторые из которых часто рассматриваются как самостоятельные подроды. В Старом Свете тычинки такого строения имеют *S. baldshuanica* из монотипной древнесредиземноморской секции *Sanglakia*, шалфеи из восточноазиатских секции *Vernalia* и подрода *Allagospadonopsis* Briq. (Flora..., 1998), эндемичный южноафриканский вид *S. namaensis* Schinz из секции *Heterosphace* (Hedge, 1974). В Новом Свете этот морфологический тип характерен для целой группы видов, которую относят к роду *Audibertia* Benth. либо включают в состав рода *Salvia* (Epling, 1938; Munz, Keck, 1973). В наиболее специализированных тычинках (подсекции *Parishiella* Epling и *Jepsonia* Epling) передняя часть пыльника полностью абортирована. Начальные стадии редукции в этой эволюционной линии представляет исследованный нами *S. carduacea* из монотипной секции *Echinosphace* подрода *Leonia*. Его тычинка близка к примитивному типу, характерному для подрода *Leonia*, так как имеет вполне развитую переднюю часть пыльника с фертильными гнездами. Однако переднее колено связника значительно тоньше заднего, тычиночная нить переходит в связник без выраженного сочленения, соединение неподвижное. В бутоне оба колена связника загнуты вниз, вдоль тычиночной нити. При распускании цветка они выгибаются вверх. При этом переднее колено сохраняет отклоненное вперед положение, а заднее колено оказывается слегка отклоненным назад.

Обсуждение

Все современные представители рода *Salvia* имеют андроцей достаточно специализированного типа, состоящий из одной пары передних тычинок с разросшимся связником. Принадлежность обоих колен связника одной тычинке, а не 2 сросшимся соседним, как полагал М. Г. Попов (1940), подтверждается исследованиями васкулярной анатомии цветка некоторых видов шалфея (Saunders, 1940) и нашими данными по морфогенезу тычинок. Тычиночные нити с первых фаз развития цветка имеют самостоятельные системы проводящих пучков. Впоследствии проводящие системы задних тычинок прекращают развитие, однако их редуцированные пучки никогда не срастаются с пучками тычиночных нитей передних тычинок. В передних тычинках у всех исследованных видов проводящий пучок тычиночной нити разветвляется в связнике на 2, входящие по одному в каждое колено.

Становление андроцея, состоящего из 2 тычинок с разросшимся связником, очевидно, следует соотносить с эволюционно историческим появлением рода *Salvia*. Нет оснований полагать для него существование более примитивного четырехчленного андроцея и тычинок с неразросшимся связником; такие тычинки были лишь у гипотетических предков шалфеев.

Наименее специализированный в роде *Salvia* тип тычинки характеризуется достаточно длинной тычиночной нитью, почти равными коленами связника и фертильностью всех гнезд пыльника (Himmelbaur, Stibal, 1933, 1934, 1935; Stibal, 1934; Hedge, 1974; Байкова, 1998). Оба колена дуговидно изогнутого связника выполняют здесь одну и ту же функцию вынесения пыльцевых гнезд.

Основное направление эволюции тычинок шалфеев обусловлено дифференциацией колен связника, заднее из которых выносит пыльцевые гнезда в определенном положении над телом опылителя, а переднее приобретает функцию противовеса при опылении. Это способствовало редукции пыльцевых гнезд передней теки, разрастанию стерильных тканей переднего колена связника, изменению его формы и пространственной ориентации. Возникшее срастание между тычинками (или менее прочное соединение посредством сосочковидных трихом) обеспечивает согласованное их функционирование при опылении. Как последовательные этапы специализации тычинок шалфеев мы выделяем следующие структурные типы: 1) колена связников почти равны, передние теки фертильны, тычинки не срастаются (рис. 2, *а, б*); 2) колена связников неравные, передние теки фертильны, тычинки срастаются между собой (рис. 2, *в, г*); 3) задние колена связников сильно вытянуты, передние колена видоизменены, передние теки более или менее редуцированы (обычно стерильны), тычинки часто срастаются между собой (рис. 2, *д—л*); 4) задние колена связников сильно вытянуты, передние колена видоизменены и обыкновенно соединены между собой, передние теки абортированы (рис. 2, *м—р*). Тычинки первого типа имеются у шалфеев подродов *Leonia* s. str., *Macrosphace* и *Salvia*. В последнем часто встречается и второй тип тычинок. Третий тип характерен для наиболее специализированных секций подрода *Salvia* — *Drymosphace* и *Nactosphace*, для большинства секций подрода *Sclarea* и, вероятно, для нескольких видов подрода *Calosphace*. Четвертый тип представлен в секции *Horminum* подрода *Sclarea*, а также почти во всех видах подрода *Calosphace*. Таким образом, для американских шалфеев в целом характерны более специализированные типы андроцея, чем для видов Старого Света.

Особое направление морфологической эволюции тычинок шалфеев связано с прекращением формообразовательных процессов в передней части пыльника на ранних стадиях развития. В такой тычинке (пятый структурный тип; рис. 2, *с—ф*) переднее колено связника представлено в виде небольшого отростка или полностью отсутствует, а заднее колено связника является «продолжением» тычиночной нити. Такой орган функционирует аналогично тычинке с неразросшимся связником, сложная система рычагов дегенерирует, т. е. имеет место вторичное упрощение структуры. Подобный крайне редуцированный тип андроцея сформировался параллельно в нескольких группах шалфеев как в Старом (подроды *Covola*, *Sanglakia*, *Allagospadonopsis*, секция *Vernalia* подрода *Leonia*), так и в Новом (секция *Audibertia* Benth. p. p.) Свете.

Оба пути специализации тычинок в роде *Salvia* являются по сути неотеническими (частная неотения, по Васильченко, 1965, касающаяся не целого организма, а отдельного органа). Неотению в данном случае мы понимаем в широком смысле как растягивание ранних стадий онтогенеза предков и превращение их в дефинитивную стадию у потомков (Тахтаджян, 1954, 1964, 1970). Обе эволюционные линии становления андроцея шалфеев основаны на модусе терминальной аббревиации (выпадение конечных стадий). Однако для первой характерна также девиация предшествующих стадий, в результате которой сформировались разнообразные структурные варианты переднего колена связника.

Филогенетические взаимоотношения шалфеев из различных подродов и секций в контексте эволюционных преобразований тычинок представлены в виде схемы (рис. 3). «Облаками» обозначены их основные структурные типы. Большинство шалфеев с примитивным андроцеем (подроды *Leonia.* s. str., *Macrosphace* и *Salvia*) распространены в Восточной Азии, Древнем Средиземье, Северной и Восточной Африке. Морфо-функциональная дифференциация тычинок в связи с мелитофильной специализацией обеспечила становление на основе подрода *Salvia* нового древнесредиземнорского подрода *Sclarea*. Однако аналогичные преобразования происходили и в других группах шалфеев, связанных с исходными типами подрода *Salvia*: в секции *Drymosphace* восточноазиатского генезиса и африканской секции *Nactosphace*, значительно обособленной от древнесредиземноморских секций рода. Вопрос об их положении в составе подродов *Salvia* или *Sclarea* остается дискуссионным.

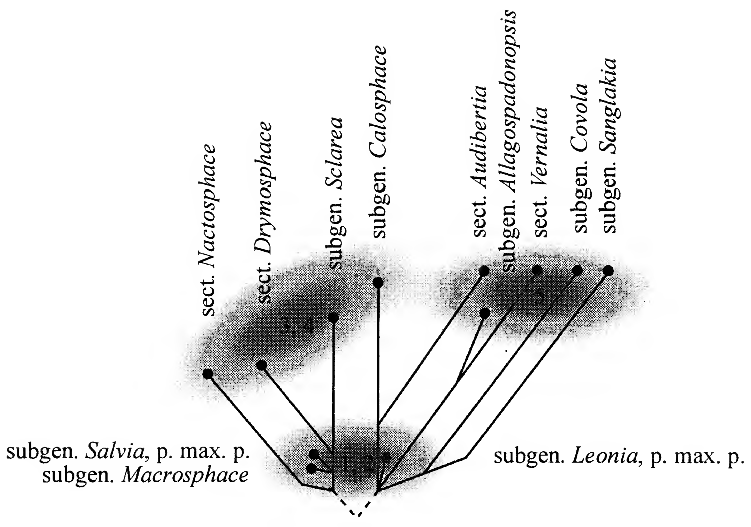


Рис. 3. Схема эволюционных преобразований андроцея в роде *Salvia*.
«Облаками» обозначены различные структурные типы тычинок, их нумерация соответствует рис. 2.

В параллельном направлении происходила эволюция тычинок шалфеев в Новом Свете. На основе примитивного типа андроцея подрода *Leonia* сформировались разнообразные специализированные варианты в эндемичном американском подроде *Calosphace*. Структура и принципы их функционирования у энтомофильных видов этого подрода аналогичны наиболее специализированным тычинкам шалфеев из подрода *Sclarea*. Структурно-функциональное сходство аппаратов опыления в подродах *Sclarea* и *Calosphace* отражает параллелизм развития андроцея в этих филогенетически отдаленных группах шалфеев Старого и Нового Света. Однако в подроде *Calosphace* получили значительное развитие тычинки орнитофильного типа. Они возникли на той же исходной структурной основе, но в них в наибольшей степени выражено разрастание стерильных тканей связника в сочетании с полной редукцией пыльцевых гнезд.

В различных частях ареала шалфея (в Древнем Средиземье, Восточной Азии, Южной Африке, Калифорнии и Соноре) на базе подрода *Leonia* происходило преобразование тычинок по пути крайней редукции передней части пыльника. В результате сформировалось несколько независимых филумов, которые рассматриваются систематиками либо как секции в составе подрода *Leonia*, либо как самостоятельные подроды (*Covola* (Medik.) Briq., *Sanglakia* Pobed., *Allagospadonopsis* Briq.) или даже роды (*Audibertia* Benth.). Связи этих групп с подродом *Leonia* не вызывают сомнений, однако их таксономический ранг и положение в системе рода остаются дискуссионными (Байкова, 2001б). Своеобразие тычинок в этих группах является решающим аргументом в пользу признания их в качестве самостоятельных подродов, так как формирование нового структурного типа андроцея в роде шалфей определяет, по нашему мнению, переход на качественно иной уровень морфологической организации.

Заключение

Морфогенез андроцея у исследованных видов происходит по единой общей схеме, для которой характерно раннее прекращение формирования зачатков задних тычинок и асинхронное развитие передней и задней частей пыльника передних тычинок. В процессе развития передней части пыльника у большинства исследованных видов происходит разрастание периферических тканей на абаксиальной стороне связника, фертильных в более примитивных типах тычинок и стерильных в продвинутых типах. Для многих представителей подрода *Calosphace* характерно формирование стерильных выростов на абаксиальной и адаксиальной сторонах переднего колена связника. У некоторых видов (например, *S. verticillata*) прекращение формообразовательных процессов в передней части пыльника происходит на ранних стадиях.

Межвидовые различия тычинок шалфеев состоят во времени начала торможения развития спорогенной ткани и в форме переднего колена связника. Последняя определяется неравномерностью роста различных участков переднего колена связника и имеет адаптивное значение. Естественный отбор по этому признаку привел к формированию аналогичных структурных вариантов в нескольких филогенетических ветвях шалфеев, как в Старом, так и в Новом Свете.

Эволюция андроцея шалфеев сопряжена с формированием различных структурно-функциональных типов венчика в связи с адаптацией (мелитофильной или орнитофильной) к перекрестному опылению. Эти процессы в значительной степени определяли филогенез рода *Salvia* и дифференциацию внутриродовых таксонов. Тип тычинок определял уровень структурной организации, соответствующий рангу подрода, и лищь в некоторых случаях — секции.

Основное направление эволюционной трансформации тычинок, как в мелитофильной, так и в орнитофильной линиях обусловлено разрастанием периферических стерильных тканей на абаксиальной стороне переднего колена связника и редукцией пыльцевых гнезд. Особое направление специализации андроцея мелитофильных шалфеев определяется крайней степенью редукции переднего колена связника в связи с прекращением формообразовательных процессов на ранних стадиях его развития. Оба пути эволюции тычинок в роде *Salvia* являются неотеническими.

Андроцей относительно примитивного типа установлен для подродов *Leonia* s. str., *Macrosphace* и большинства секций подрода *Salvia.* Шалфеи из подродов *Sclarea*, *Calosphace* и *Allagospadonopsis*, *Covola* и *Sanglakia*, напротив, имеют высоко специализированные тычинки.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49528), молодежного проекта РАН № 258 и интеграционного проекта СО РАН № 66.

Автор выражает благодарность профессору R. Claßen-Bockhoff (Майнц, Германия) за обсуждение результатов и плодотворное сотрудничество.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкова Е. В. Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 4. С. 52—58.

Байкова Е. В. Структура тычиночного аппарата в подроде *Calosphace* рода *Salvia* (*Lamiaceae*) и механизмы ее формирования // Тез. VII Молодежн. конф. ботаников в Санкт-Петербурге. СПб., 2000. С. 6.

Байкова Е. В. Морфология трихом у видов рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Бюл. Моск. об-ва испытат. прир. Отд. биол. 2001а. Т. 106. Вып. 4. С. 59—71.

Байкова Е. В. Некоторые вопросы эволюции и систематики рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 2001б. Т. 6. Вып. 1. С. 5—26.

Байкова Е. В. Два пути формирования тычиночного аппарата в подроде *Calosphace* (*Salvia*, *Lamiaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 71—78.

Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л., 1965. 84 с.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 498 с.

Левина Р. Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 358 с.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. М., 1937. 254 с.

Мамкаев Ю. В. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. Тр. IX школы по теоретич. морфологии растений. СПб., 2001. С. 39—50.

Махмедов А. М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана: Систематика, география и рациональное использование. Ташкент, 1984. 112 с.

Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных. Л., 1979. 111 с.

Победимова Е. Г. *Salvia* L. // Флора СССР. М.; Л., 1954. Т. 21. С. 244—363.

Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. // Новые мемуары МОИП. М., 1940. Т. 19. С. 166—210.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 146 с.

Фегри К., *Пэйл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М., 1982. 381 с.

Цвелёв Н. Н. Сем. Губоцветные // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5. Ч. 2. С. 404—412.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1939. 232 с.

Bentham G. Salvia L. // Labiatarum genera et species. London, 1833. Fasc. 3. P. 190—312.

Bentham G. Salvia L. // Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. London, 1876. Vol. 2(2). P. 1194—1196.

Briquet J. Salvia L. // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. T. 4. Abt. 3a. S. 270—286.

Claßen-Bockhoff R. No force, no nectar — structural, biomechanical and functional diversity of the «staminal lever arm mechanism» in *Salvia* // Botanikertagung Freiburg i. Br., 2002. P. 370.

Epling C. The californian salvias. A review of *Salvia*, section *Audibertia* // Ann. Miss. Bot. Gard. 1938. Vol. 25. P. 95—188.

Epling C. A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // Fedde Rep. Beich. 1939. Vol. 110. P. 1—383.

Flora of China. Illustrations. *Verbenaceae* through *Solanaceae*. Beijing—St. Louis, 1998. Vol. 17. P. 252—285.

Hedge I. C. A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974. Vol. 33. N 1. P. 1—121.

Hedge I. C. Labiatae // Flowering plants of the world. New York, 1993. P. 238—239.

Himmelbaur W., *Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. I // Biologia generalis. 1933. Vol. 8. P. 449—474.

Himmelbaur W., *Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. II // Biologia generalis. 1933. Vol. 9. P. 129—150.

Himmelbaur W., *Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. III // Biologia generalis. 1933. Vol. 10. P. 17—48.

Li Xi-wen, *Hedge I. C. Salvia* L. Flora of China. *Verbenaceae* through *Solanaceae*. Beijing—St. Louis, 1994. Vol. 17. P. 195—222.

Meeuse B., *Morris S.* Blumen-Liebe. Sexualität und Entwicklung der Pflanzen. Koln, 1984.

Munz P. A., *Keck D. D. Salvia* L. // California flora. Berkley etc., 1973. P. 701—706.

Santos E. Révision de la section *Rudes* (Benth.) Epling du genre *Salvia* L., sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. (*Labiatae*) // Candollea. 1996. Vol. 51. P. 19—57.

Sattler R. «Fusion» and «continuity» in floral morphology // Notes Roy. Bot. Gard. Edinbourg, 1978. Vol. 36. N 2. P. 397—405.

Saunders E. R. Further observations on the morphology anatomy of the flower in *Salvia* // Ann. Bot. 1940. Vol. 4. N 15. P. 629—632.

Speck T., Claßen-Bockhoff R. Biomechanik und Funktionsmorphologie der Staubblatter von insektenblutigen und vogelblutigen *Salvia*-Arten // Biona-Report. 2000. Vol. 14. P. 153—157.

Sprengel C. K. Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin, 1793.

Stibal E. Labiatae — Salvia L. (nebst Revision der chinesischen und ostbirmanischen Arten der Gattung) // Acta Horti Gotoburg. 1934. Bd 9. S. 101—145.

Subally D., Speck T., Claßen-Bockhoff R. Biomechanics of pollen grain transport — first results (within «Diversity and evolution of *Salvia*») // Botanikertagung: Freiburg i. Br., 2002. P. 436—437.

Wester P., Claßen-Bockhoff R. Salvia haenkei Benth. and *S. orbignaei* Benth. — two ornithophilous species from Bolivia and their hybrids // Botanikertagung: Freiburg i. Br., 2002. P. 377.

SUMMARY

Stamen morphology in 30 species of *Salvia* and the morphogenesis of stamens in 17 species were investigated. Early inhibition of the back stamens and asynchronous development of anther halves of the forward stamens were found. In most species, peripheric layer on the abaxial side of the lower connective arm expands. It forms sporogenous tissue in primitive stamen types and sterile tissues in advanced ones. Infraspecific distinctions are determined by more or less early inhibition of the sporogenous tissue and by diverse form of the lower connective arm, caused by non-uniform growth of its parts. For *S. verticillata* the early inhibition of the forward anther half was revealed. Five structural variants of a stamen in the genus *Salvia* were distinguished. The evolution of androecium has substantially determined phylogeny of the genus *Salvia* and differentiation of subgenera and sections. Similar structural variants of stamens formed in parallel in several phylogenetic lines in both the Old and the New World.

УДК 582

© G. V. Degtjareva,[1] T. H. Samigullin,[2] D. D. Sokoloff,[3]
C. M. Valiejo-Roman[4]

GENE SAMPLING VERSUS TAXON SAMPLING: IS *AMBORELLA* (*AMBORELLACEAE*) A SISTER GROUP TO ALL OTHER EXTANT ANGIOSPERMS?

Г. В. ДЕГТЯРЕВА, Т. Х. САМИГУЛЛИН, Д. Д. СОКОЛОВ, К. М. ВАЛЬЕХО-РОМАН. ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ *AMBORELLA* (*AMBORELLACEAE*) СЕСТРИНСКОЙ ГРУППОЙ ПО ОТНОШЕНИЮ КО ВСЕМ ОСТАЛЬНЫМ СОВРЕМЕННЫМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫМ РАСТЕНИЯМ? (ЗНАЧЕНИЕ ОТБОРА ТАКСОНОВ И ОТБОРА ГЕНОВ ДЛЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА)

[1, 2, 4] Department of Evolutionary Biochemistry, A. N. Belozersky Institute of Physicochemical Biology,
Moscow State University
Moscow, 119992, Russia
E-mail: degavi@genebee.msu.su; samigul@belozersky.msu.ru; vallejo@genebee.msu.su
[3] Higher Plants Department, Biological Faculty
Moscow State University
Moscow, 119992, Rissia
E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

Received 30.12.2003

The majority of recently published molecular phylogenetic analyses suggest a basal position for *Amborella* within angiosperms. However, these analyses were based on a relatively limited set of DNA regions. Goremykin et al. (2003) analysed angiosperm phylogeny using sequences of 61 protein-coding genes common to plastomes of land plants. They revealed dicots as sister to monocots and *Amborella* as sister to *Calycanthus*. We suggest that the unusual tree topology published by Goremykin et al. (2003) reflects low taxon sampling rather than increased gene sampling. We consider that the data inferred from the analyses of 61 chloroplast genes do not refute the idea of a basal position for *Amborella*. However, we realise that the basal position of *Amborella* is nothing more than a hypothesis. Although current data on chloroplast genomes, in our opinion, are insufficient to falsify this hyrothesis, it may well be falsified by further studies.

Key words: Molecular phylogeny, root of Angiosperms, *Amborella*, basal monocots.

The problem of relationships among basal groups of Angiosperms is one of most complicated and most disputable problems of plant phylogeny. The use of molecular data allowed the establishment of new hypotheses concerning basal groups of Angiosperms. The analysis of *rbc*L sequences suggested a basal position for *Ceratophyllum*, a highly specialized and reduced water plant (Chase et al., 1993). During recent years, Angiosperm phylogeny has been studied using sequences of several different DNA regions. The majority of combined analyses suggest a basal position for *Amborella*, a shrubby plant endemic to New Caledonia (e. g., Qiu et al., 2000; Soltis et al., 2001; Zanis et al., 2002; APG II, 2003; Hilu et al., 2003; Löhne et al., 2003; see however: Barkman et al., 2000). These analyses allow the recognition of basal Angiosperm grade (ANITA grade), consisting of three clades (1) monotypic family *Amborellaceae* (2) families *Cabombaceae* and *Nymphaeaceae*, and (3) *Trimeniaceae*, *Illiciaceae*, and *Schisandraceae*.

The basal position of *Amborella* is not in agreement with the traditional viewpoint that the family *Amborellaceae* represents a basal member of the order *Laurales* (e. g., Takhtajan, 1987; 1997; Cronquist, 1988; Dahlgren, 1989). After publication of molecular data, some morphological evidence was found in favour of placement of *Amborella* together with other members of the ANITA grade, e. g. from study of gynoecium morphology (Endress, Igersheim, 2000; Endress, 2001). However, new morphological differences of *Amborella* from other members of the ANITA grade were found in female gametophyte structure (see, e. g., Friedman et al., 2003).

At present, only a minor part of plant genome has been used to reconstruct phylogeny of angiosperms. Besides, only a minor part of more than 250 000 angiosperm species (Takhtajan, 1987, 1997) was included in each particular phylogenetic analysis. It is therefore uncertain how realistic is the present day estimation of angiosperm phylogeny inferred from the molecular data set. How representative are data sets used to establish the basal position of *Amborella*? Increased taxon sampling and/or increased gene sampling may result in change of the current concept of *Amborella* as the most basal extant angiosperm. That such a change is possible is evident from the example with *Ceratophyllum*, which was estimated to be basal in a single-gene analysis.

It is important to test the current hypothesis of angiosperm root by analysis of increased molecular data set. However, it is very difficult to increase simultaneously taxon sampling and gene sampling.

Goremykin et al. (2003) conducted analyses of basal angiosperm relationships based on complete sequences of chloroplast genomes (fig. 1). Using these complete sequences allowed maximum increase of characters involved into analyses. In total, 61 protein-coding genes common to the plastomes of land plants were analysed using neighbour-joining, maximum parsimony and maximum likelihood approaches (Goremykin et al., 2003). In the majority of analyses, *Amborella* was not revealed as the sister group of all other Angiosperms (Goremykin et al., 2003). Rather, *Amborella* clustered with *Calycanthus* (*Calycanthaceae*). The family *Calycanthaceae* as well as *Amborellaceae* was traditionally placed in the order *Laurales* (e. g., Takhtajan, 1987, 1997; Cronquist, 1988; Dahlgren, 1989). Monocots and dicots are highly supported as two sister monophyletic clades in analyses of 61 plastome genes (fig. 1) (Goremykin et al., 2003). This result is in contrast with vast majority of recent molecular analyses. It should be stressed that the mono-

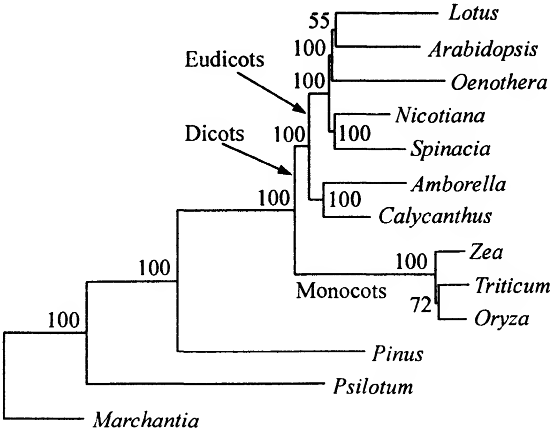


Fig. 1. Neighbour-Joining tree built from Kimura two-parameter distances derived from analysis of the alignment of the first and the second codon positions from 61 protein-coding genes common to the plastomes of land plants (redrawn from Goremykin et al., 2003).

10 angiosperm taxa are analysed. Bootstrap support indices are shown.

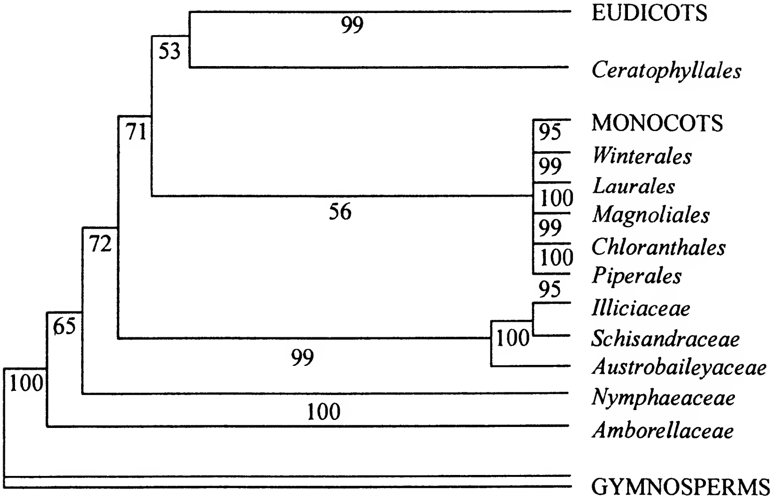


Fig. 2. Phylogenetic relationships among basal groups of angiosperms inferred from analysis of 18S rDNA, *rbc*L, and *atp*B sequences in 567 angiosperm taxa.

Parsimony ratchet is used. Jackknife support indices are shown. Simplified from Soltis et al. (2000).

phyly of dicots (in a cladistic sense!) disagrees also with the traditional viewpoint based on study of morphological data (e. g., Takhtajan, 1966, 1987, 1997; Dahlgren et al., 1985; Cronquist, 1988).

According to Goremykin et al. (2003) their result implies that the phylogeny inferred from studies of full chloroplast genomes is highly incongruent with the phylogeny inferred from analyses of a few genes. However, Goremykin et al. (2003) included only 13 taxa in their analyses (three outgroups and ten angiosperm taxa). In contrast, some recent analyses, which demonstrated the basal position of *Amborella*, included more than hundred plant species. It might be possible that the unusual tree topology obtained by Goremykin et al. (2003) reflected low taxon sampling rather than increased gene sampling. To test such a hypothesis, we have analysed almost the same set of taxa as Goremykin et al. (2003) using data for only three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA. These genes were analysed previously by Soltis et al. (2000), who used data for a large sample of angiosperm taxa. In the analysis by Soltis et al. (2000), *Amborella* was revealed as the basalmost angiosperm (fig. 2). This test should allow demonstration of the impact of decreased taxon sampling on tree topology.

The ten ingroup genera analysed by Goremykin et al. (2003) do not represent all important angiosperm groups recognised in traditional classifications. In particular, monocots are represented in these analyses exclusively by grasses (*Zea*, *Triticum*, and *Oryza*). We have tried to test what impact on tree topology different sampling of monocots may have. To do this, we have conducted analyses of three gene data set for 13 genera, among which grass taxa were replaced by three more basal monocot representatives, *Japonolirion*, *Tofieldia*, and *Lilium*. These monocot genera exhibit a number of putative plesiomorphic features of floral morphology (especially when compared to grasses).

Methods

GenBank data were used to construct two matrices each containing 13 genera and sequences of three genes (*rbc*L, *atp*B, 18S rDNA). The first matrix included almost the same set of taxa as was analysed by Goremykin et al. (2003). Due to technical reasons, *Clar-*

GenBank accession numbers for sequences used in this paper

Genus	18S rDNA		*atp*B		*rbc*L	
	GenBank accession number and species	First publication of the sequence	Gen Bank accession number and species	First publication of the sequence	GenBank accession number and species	First publication of the sequence
Amborella	U42497 *A. trichopoda* Baill.	Soltis et al. (1997)	AJ235389 *A. trichopoda* Baill.	Savolainen et al. (2000)	L12628 *A. trichopoda* Baill.	Qiu et al. (1993)
Arabidopsis	X16077 *A. thaliana* (L.) Heynh.	Unfried (1989)	NC_000932 *A. thaliana* (L.) Heynh.	Sato et al. (1999)	U91966 *A. thaliana* (L.) Heynh.	Zhu et al. (1997)
Calycanthus	U38318 *C. floridus* L.	Soltis et al. (1997)	AJ235422 *C. floridus* L.	Savolainen et al. (2000)	L14291 *C. floridus* L.	Chase et al. (1993)
Clarkia	U67930 *C. xantiana* A. Gray	Soltis et al. (1997)	AF209564 *C. xantiana* A. Gray	Soltis et al. (2000)	L10225 *C. xantiana* A. Gray	Conti et al. (1993)
Japonolirion	AF206942 *J. osense* Nakai	Soltis et al. (2000)	AF209608 *J. osense* Nakai	Soltis et al. (2000)	AF206784 *J. osense* Nakai	Soltis et al. (2000)
Lilium	AF206952 *L. superbum* L.	Soltis et al. (2000)	AF209618 *L. superbum* L.	Soltis et al. (2000)	Z77295 *L. superbum* L.	Chase et al. (1995)
Marchantia	X75521 *M. polymorpha* L.	Kranz et al. (1995)	NC_001319 *M. polymorpha* L.	Shimada, Sugiura (1991)	NC_001319 *M. polymorpha* L.	Shimada, Sugiura (1991)
Nicotiana	AJ236016 *N. tabacum* L.	Soltis et al. (2000)	X61318 *N. rustica* L.	Avni et al. (unpublished)	Z00044 *N. tabacum* L.	Chase et al. (1993)
Oryza	X00755 *O. sativa* L.	Soltis et al. (1997)	X15901 *O. sativa* L.	Chase et al. (1993)	X15901 *O. sativa* L.	Chase et al. (1993)
Pinus	D38246 *P. luchuensis* Mayr	Chaw et al. (1995)	AY228468 *P. koraiensis* Siebold et Zucc.	Noh et al. (unpublished)	AY228468 *P. koraiensis* Siebold et Zucc.	Noh et al. (unpublished)
Pisum	U43011 *P. sativum* L.	Soltis et al. (1997)	X03852 *P. sativum* L.	Zurawski et al. (1986)	X03853 *P. sativum* L.	Chase et al. (1993)
Psilotum	X81963 *P. nudum* (L.) Beauv.	Kranz et al. (1996)	U93822 *P. nudum* (L.) Beauv.	Wolf (1997)	L11059 *P. nudum* (L.) Beauv.	Manhart (1994)
Spinacia	L24420 *S. oleracea* L.	Nickert, Soltis (1995)	U23082 *S. oleracea* L.	Zurawski et al. (1982)	J01443 *S. oleracea* L.	Chase et al. (1993)
Tofieldia	AF207043 *T. calyculata* Wahlenb.	Soltis et al. (2000)	AJ235627 *T. calyculata* Wahlenb.	Savolainen et al. (2000)	AJ286562 *T. pusilla* (Michx.) Pers.	Bremer (unpublished)

Table continued

Genus	18S rDNA		*atp*B		*rbc*L	
	GenBank accession number and species	First publication of the sequence	Gen Bank accession number and species	First publication of the sequence	GenBank accession number and species	First publication of the sequence
Triticum	AY049040 *T. aestivum* L.	Alkemar (unpublished)	AB042240 *T. aestivum* L.	Ogihara et al. (2002)	AB042240 *T. aestivum* L.	Ogihara et al. (2002)
Zea	U42796 *Z. mays* L.	Soltis et al. (1997)	X86563 *Z. mays* L.	Savolainen et al. (2000)	X86563 *Z. mays* L.	Savolainen et al. (2000)

kia was used instead of *Oenothera* as a representative of *Onagraceae* and *Pisum* is used instead of *Lotus* as a representative of *Leguminosae.* The second matrix differs from the first matrix by monocot sampling. *Japonolirion*, *Tofieldia*, and *Lilium* are included in the second matrix instead of *Zea*, *Triticum* and *Oryza.* GenBank accession numbers for all sequences used in our study are presented in the Table.

The DNA sequences were aligned initially using CLUSTAL W version 1.75 (Thompson et al., 1994) and corrected manually using the SED editor of the VOSTORG phylogenetic analysis package (Zharkikh et al., 1990). The alignment is available from the authors upon request.

Maximum parsimony analyses were performed using PAUP* version 4.0b8 (Swofford, 2000) and WinClada version 1.00.08 (Nixon, 2002). In the first case (as in study by Goremykin et al., 2003), bootstrap support indices were calculated, while in the second case (as in study by Soltis et al., 2000) jackknife support indices and ratchet algorithm were used.

Distance trees were calculated using the neighbour-joining method (Saitou, Nei, 1987) as it is implemented in PAUP*. Kimura two-parameter distances were calculated since this model was used by Goremykin et al. (2003). 1000 bootstrap resamplings were performed.

Maximum likelihood analyses were performed using TreePuzzle (Schmidt et al., 2000) and MrBayes (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) programs. Goremykin et al. (2003) used TreePuzzle software only.

Results

Neighbour-joining analysis of three gene data set (*rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA) for almost the same taxon set as used by Goremykin et al. (2003) revealed almost the same tree topology as was published by Goremykin et al. (2003) (fig. 1, 3). Dicots are 100 % supported as a monophyletic group and *Amborella* is 100 % supported as sister to *Calycanthus* in both analyses. When *Tofieldia*, *Japonolirion*, and *Lilium* represented monocots, neighbour-joining analysis of the three gene data set also did not reveal a basal position for *Amborella* (fig. 4).

Maximum parsimony analyses of three gene/13 taxon matrices demonstrated no significant differences between the use of PAUP* and WinClada programs. Maximum parsimony analyses of three gene data set for almost the same taxon set as was used by Goremykin et al. (2003) revealed monophyly of dicots (fig. 5). As well as in study by Goremykin et al. (2003), *Amborella* is not revealed as the basal most angiosperm. However, in contrast to results by Goremykin et al.

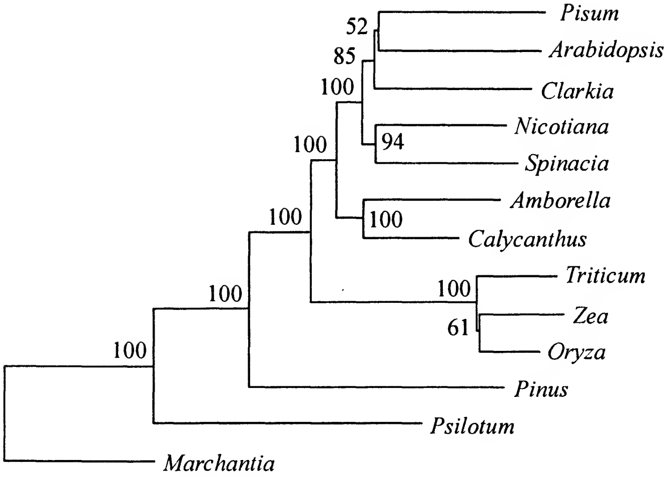


Fig. 3. Neighbour-Joining tree built from Kimura two-parameter distances derived from analysis of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

These three genes were analysed previously by Soltis et al. (2000), who used data for a large sample of angiosperm taxa and concluded that *Amborella* represented a sister group to all other extant Angiosperms. In the analysis with limited taxon sampling we have obtained almost the same tree topology as Goremykin et al. (2003), with *Amborella* sister to *Calycanthus* (*Calycanthaceae*, *Laurales*).

(fig. 1), *Amborella* is not clustered with *Calycanthus* (fig. 5). When *Tofieldia*, *Japonolirion* and *Lilium* represented monocots, maximum parsimony analyses of the three gene data set revealed *Amborella* as a basal clade within angiosperms; the rest of angiosperms formed a clade with 98 % jackknife support and 100 % bootstrap support (fig. 6).

Maximum likelihood analyses using TreePuzzle program. When grasses represented monocots, *Amborella* is not revealed as the basalmost angiosperm (fig. 7). As in the tree published by Goremykin et al. (2003), *Amborella* is clustered with *Calycanthus* (figs. 1, 7). When *Tofieldia*, *Japonolirion*, and *Lilium* represented monocots, *Amborella*

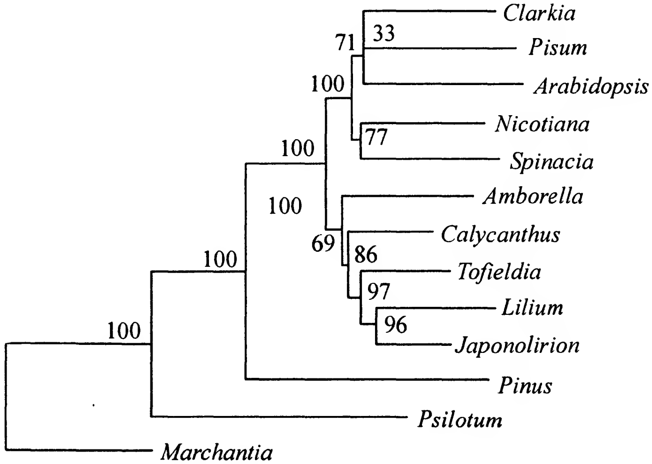


Fig. 4. Neighbour-Joining tree built from Kimura two-parameter distances derived from analysis of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

Monocots are represented by three genera with relatively primitive floral structure (*Tofieldia*, *Japonolirion*, *Lilium*).

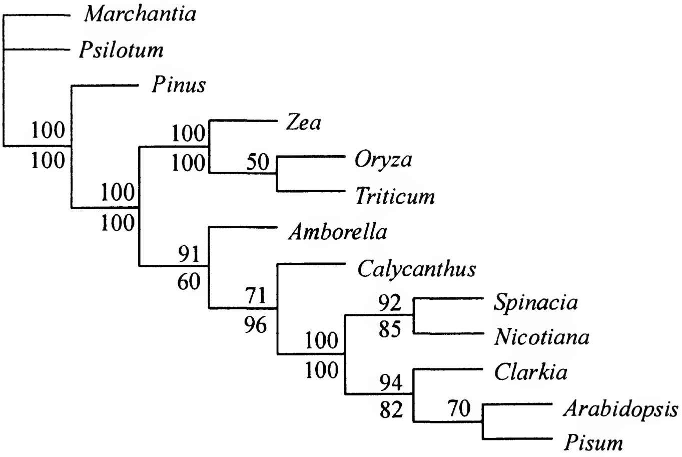


Fig. 5. Maximum parsimony tree derived from analyses of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

Monocots are represented only by grasses in this analysis (as well as in the analyses by Goremykin et al., 2003). *Amborella* is not revealed as the basalmost angiosperm. Numbers above branches are jackknife support values found in analysis with ratchet algorithm (the method used by Soltis et al., 2000). Numbers below branches are bootstrap support values found by PAUP* (the method used by Goremykin et al., 2003). Bootstrap support less than 50 % is not shown.

is revealed as the basal most angiosperm (fig. 8), and the whole tree topology is compatible with the tree published by Soltis et al. (2000) (see fig. 2).

Bayesian analyses. Maximum likelihood analyses of the three gene data sets using MrBayes program revealed a basal position for *Amborella* (fig. 9). In contrast to the rest of the analyses performed in the present study, the position of *Amborella* does not depend on monocot sampling. The clade containing all analysed angiosperms minus *Amborella* received 100 % posterior probability when grasses represented monocots as well as when *Tofieldia*, *Japonolirion*, and *Lilium* were included in the analysis.

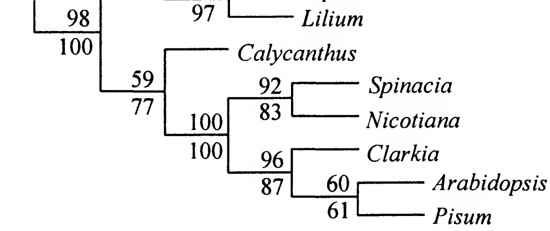


Fig. 6. Maximum parsimony tree derived from analyses of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

Monocots are represented by three genera with relatively primitive floral structure (*Tofieldia*, *Japonolirion*, *Lilium*). *Amborella* is revealed as the basal most angiosperm. Numbers above branches are jackknife support values found in analysis with ratchet algorithm (the method used by Soltis et al., 2000). Numbers below branches are bootstrap support values found by PAUP* (the method used by Goremykin et al., 2003).

Discussion

Amborella is not found to be sister to other angiosperms in analyses of the three gene data set performed using the same methods and almost the same taxon set as were used by Goremykin et al. (2003) (figs. 3, 5, 7). Rather, monocots and dicots are supported as two monophyletic groups sister to each other. These results are quite different from tree topologies inferred from analyses of the same three genes with much more extensive taxon sampling (Soltis et al., 2000). *Amborella* was supported as the basal most angiosperm in analyses by Soltis et al. (2000).

When *Japonolirion*, *Tofieldia* and *Lilium* are included into the tree gene data set, *Amborella* is revealed as sister to the rest of the angiosperms in our maximum parsimony and maximum likelihood analyses (figs. 6, 8). The basal position of *Amborella*, the paraphyly of dicots and the monophyly of monocots were revealed when grasses were excluded from the data set (fig. 6, 8) as well as when they were included together with *Japonolirion*, *Tofieldia*, and *Lilium* (tree not shown).

We suggest that the unusual tree topology published by Goremykin et al. (2003) reflects low taxon sampling rather than increased gene sampling. We consider that the data inferred from the analyses of 61 chloroplast genes (Goremykin et al., 2003) do not refute the idea of the basal position of *Amborella*. However, we realise that basal position of *Amborella* is nothing more than a hypothesis. Although current data on chloroplast genomes, in our opinion, are insufficient to refute this idea, it may be well refuted by further studies.

It is possible that the sister group relationships between monocots and dicots revealed by Goremykin et al. (2003) reflect low sampling of monocot taxa. In the study by Goremykin et al. (2003), only grasses are included in the analyses. The family *Gramineae* is usually treated as an advanced monocot group. In the analyses of the three gene data set, monocots are revealed as sister to dicots when they are represented only by grasses.

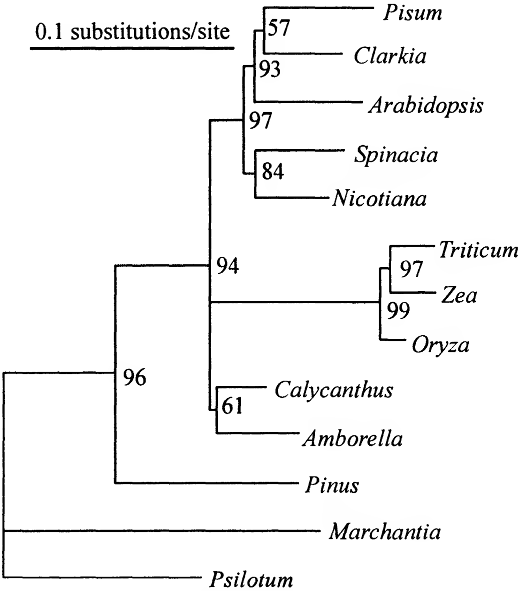


Fig. 7. Maximum likelihood tree derived from analyses of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

Monocots are represented only by grasses in this analysis (as well as in the analyses by Goremykin et al., 2003). TreePuzzle program is used in this analysis as well as in the analysis by Goremykin et al. (2003). *Amborella* is not revealed as the basal most angiosperm. Rather, as in analyses by Goremykin et al. (2003), *Amborella* is clustered with *Calycanthus*.

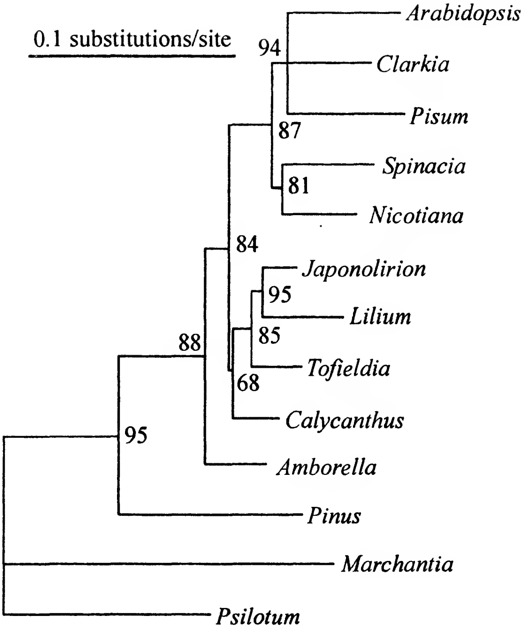


Fig. 8. Maximum likelihood tree derived from analyses of the alignment of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

Monocots are represented by the three genera with relatively primitive floral structure (*Tofieldia*, *Japonolirion*, *Lilium*). TreePuzzle program is used in this analysis as well as in the analysis by Goremykin et al. (2003). *Amborella* is revealed as the basal most angiosperm.

When monocots with relatively primitive floral features are added to the data matrix, monocots are revealed as derived from dicots. In maximum parsimony and maximum likelihood analyses, *Amborella* is revealed as the basal most angiosperm. It is very important to analyse full chloroplast genomes of putatively basal monocots.

It is quite surprising how similar are the tree topologies inferred from neighbour-joining analyses of the 61-gene data set (fig. 1) and the 3-gene data set (fig. 3) for almost the same set of taxa. In our opinion, this implies that estimation of angiosperm phylogeny inferred from the 3-gene data set is relatively realistic. The data by Goremykin et al.

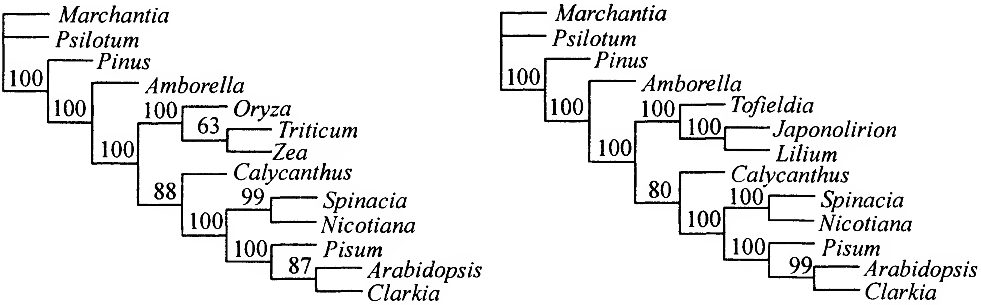


Fig. 9. Two maximum likelihood trees derived from analyses of the alignments of all codon positions from three genes, *rbc*L, *atp*B, and 18S rDNA.

MrBayes program is used in these analyses. Left: monocots are represented by grasses. Right: monocots are represented by genera with relatively primitive floral structure. In both cases *Amborella* is revealed as the basal most angiosperm.

(2003) have seemingly demonstrated that analyses of full chloroplast genomes may not effect revolutionary changes in the general outline of angiosperm phylogeny.

The present study shows that high (even 100 %) bootstrap or jackknife support of a particular clade does not ultimately indicate a 'true' topology (see also, e. g., Bremer; 1994. For example, dicots are revealed as 100 %-supported monophyletic clade in some analyses. However, some other analyses strongly suggest that the putative monophyly of dicots represents an artefact caused by low taxon sampling. Even multiple increase of the character set cannot guarentee a realistic tree topology if taxon sampling is low.

The use of different algorithms of maximum likelihood analysis yielded quite different tree topologies when grasses were included as representatives of monocots. The Bayesian inference of phylogeny revealed a basal position for *Amborella* with 100 % posterior probability (fig. 9, left). Analysis of the same data matrix using TreePuzzle program revealed *Amborella* as sister to *Calycanthus*, although the posterior probability was 61 % only (fig. 7). In our opinion, this finding indicates that significant advantages of the maximum likelihood algorithm are implemented in the MrBayes program. Unfortunately, Goremykin et al. (2003) did not conducted Bayesian analysis of the 61 gene matrix.

Acknowledgements

The work is supported by grants from RFBR (project N 03-04-48831a) and Scientific Schools program (projects N 1712.2003.4 and 1898.2003.4).

LITERATURE CITED

Alkemar G., Larsson S. L., Nygard O. Probing the secondary structure of variable sequence V4 in 18S ribosomal RNA in intact ribosomes from wheat and mouse. Unpublished. (цит. по: http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

APG II (The Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. Journ. Linn. Soc. London. 2003. Vol. 141. P. 399—436.

Avni A., Anderson J. D., Rochhaix J. D., Edelman M. The receptor site for tentoxin sensitivity in chloroplasts. Unpublished. (цит. по: http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

Barkman T. J., Chenery G., McNeal J. R., Lyons-eiler J., dePamphilis C. W. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97. P. 13 166—13 171.

Bremer K. Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. Unpublished. (цит. по: http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

Bremer K. Branch support and tree stability // Cladistics. 1994. Vol. 10. P. 295—304.

Chase M. W., Soltis D. E. et al. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequence from the plastid gene *rbc*L // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. N 3. P. 528—580.

Chase M. W., Stevenson D. W., Wilkin P., Rudall P. J. Monocotyledon systematics: a combined analysis // Ed. by P. J. Rudall, D. F. Cutler, C. J. Humphries. Monocotyledons: systematics and evolution. Kew: Royal Botanic Gardens, 1995. P. 685—730.

Chaw S. M., Sung H. M., Long H., Zharkikh A., Li W. H. The phylogenetic positions of the conifer genera *Amentotaxus*, *Phyllocladus*, and *Nageia* inferred from 18S rRNA sequences // J. Mol. Evol. 1995. Vol. 41. N 2. P. 224—230.

Conti E., Fischbach A., Sytsma K. J. Tribal relationships in *Onagraceae*: implications from rbcL sequence data // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 672—685.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. New York, 1988. Ed. 2. 555 p.

Dahlgren G. An updated angiosperm classification // Bot. Journ. Linn. Soc. London. 1989. Vol. 100. P. 197—203.

Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. E. The families of the monocotyledones. Berlin etc., 1985. 520 p.

Endress P. K. The flowers in extant basal Angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 1111—1140.

Endress P. K., *Igersheim A.* Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 6. Suppl. P. S211—S223.

Friedman W. E., *Gallup W. N.*, *Williams J. H.* Female gametophyte development in *Kadsura*: implications for *Schisandraceae*, *Austrobaileyales*, and the early evolution of flowering plants // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 5. Suppl. P. S293—S305.

Goremykin V. V., *Hirsch-Ernst K. I.*, *Wölfl S.*, *Hellwig F. H.* Analysis of the *Amborella trichopoda* chloroplast genome sequence suggests that *Amborella* is not a basal angiosperm // Mol. Biol. Evol. 2003. Vol. 20. N 9. P. 1499—1505.

Hilu K., *Borsch T.*, *Müller K.* et al. Angiosperm phylogeny based on matk sequence information // Amer. Journ. Bot. 2003. Vol. 90. N 12. P. 1758—1776.

Huelsenbeck J. P., *Ronquist F. R.* MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. 2001. Vol. 17. P. 754—755.

Kranz H. D., *Huss V. A. R.* Molecular evolution of ferns and allies, and their relationship to seed plants: evidence from complete 18S rRNA gene sequences // Plant Syst. Evol. 1996. Vol. 202. P. 1—11.

Kranz H. D., *Miks D.*, *Siegler M. L.* et al. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences // J. Mol. Evol. 1995. Vol. 41. N 1. P. 74—84.

Löhne C., *Hilu K. W.*, *Müller K.*, *Barthlott W.*, *Borsch T.* Basal angiosperm phylogeny — comparing evidence from different fast evolving plastid DNA regions // Palmarum Hortus Francofurtensis. [Vol.] 7. Abstr. 16 Intern. Symp. Biodiversity and evolutionary biology of the German Botanical society (DBG); 17 Intern. Senckenberg Conf. Frankfurt am Main, 2003. P. 61.

Manhart J. R. Phylogenetic analysis of green plant rbcL sequences // Mol. Phylogenet. Evol. 1994. Vol. 3. N 2. P. 114—127.

Nickert D. L., *Soltis D. E.* A comparison of angiosperm phylogenies from nuclear 18S rDNA and rbcL sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1995. Vol. 80. P. 208—234.

Nixon K. C. WINCLADA, version 1.00.08. Ithaca, 2002. [Available at htt://www.cladistics.com].

Noh E. W., *Lee J. S.*, *Choi Y. I.* et al. Complete nucleotide sequence of *Pinus koraiensis*. Unpublished. (цит. по: http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

Ogihara Y., *Isono K.*, *Kojima T.* et al. Structural features of a wheat plastome as revealed by complete sequencing of chloroplast DNA // Mol. Genet. Genomics. 2002. Vol. 266. N 5. P. 740—746.

Qiu Y.-L., *Chase M. W.*, *Les D. H.*, *Parks C. R.* Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: cladistic analysis of nucleotide sequences of the plastid gene rbcL // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80 (3). P. 587—606.

Qiu Y.-L., *Lee J.*, *Bernasconi-Quadroni F.*, *Soltis D. E.*, *Soltis P. S.* et al. Phylogeny of basal angiosperms: analyses of five genes from three genomes // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 6. Suppl. P. S3—S27.

Rydin C., *Källersjö M.* Taxon sampling and seed plant phylogeny / Cladistics. 2002. Vol. 18. P. 485—513.

Saitou N., *Nei M.* The neighbour-joining method: a new method for reconstructing evolutionary trees // Mol. Biol. Evol. 1987. Vol. 4. P. 406—425.

Sato S., *Nakamura Y.*, *Kaneko T.* et al. Complete structure of the chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana* // DNA Res. 1999. Vol. 6. N 5. P. 283—290.

Savolainen V., *Chase M. W.*, *Hoot S. B.* et al. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences // Syst. Biol. 2000. Vol. 49. N 2. P. 306—362.

Schmidt H. A., *Strimmer K.*, *Vingron M.*, *von Haeseler A.* TREE-PUZZLE: Maximum likelihood analysis for nucleotide, amino acid, and two-state data. 2000. Available from http://www.nsc.liu.se/software/biology/puzzle5/.

Shimada H., *Sugiura M.* Fine structural features of the chloroplast genome: comparison of the sequenced chloroplast genomes // Nucleic Acids Res. 1991. Vol. 19. N 5. P. 983—995.

Soltis D. E., *Soltis P. S.*, *Nickrent D. L.* et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. 1997. Vol. 84. P. 1—49.

Soltis D. E., *Soltis P. S.*, *Chase M. W.* et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S r DNA, rbcL, and atpB sequences // Bot. Journ. Linn. Soc. London. 2000. Vol. 133. P. 381—461.

Swofford D. L. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sunderland, Massachusetts, 2000.

Takhtajan A. L. System and phylogeny of Flowering Plants. Moscow, Leningrad, 1966. 611 p. (In Russian).

Takhtajan A. L. Systema Magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. (In Russian).

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 663 p.

Thompson J. D., *Higgins D. G.*, *Gibson T. J.* CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. 1994. Vol. 22. P. 4673—4680.

Unfried I., Stocker U., Gruendler P. Nucleotide sequence of the 18S rRNA gene from *Arabidopsis thaliana* Col0 // Nucleic Acids Res. 1989. Vol. 17 (18). P. 7513.

Wolf P. G. Evaluation of atpB nucleotide sequences for phylogenetic studies of ferns and other pteridophytes // Amer Journ. Bot. 1997. Vol. 84. N 10. P. 1429—1440.

Zanis M. J., Soltis D. E., Soltis P. S., Qiu Y.-L., Mathews S., Donoghue M. J. The root of the angiosperms revisited // Proc. Nat. Acad. Sci. (USA). 2002. Vol. 99. P. 6848—6853.

Zharkikh A. A., Rzhetsky A. Y., Morozov P. S., Sitnikova T. L., Krushkal J. S. A package of microcomputer programs for sequence analysis and construction of phylogenetics // Gene. 1990. Vol. 101. P. 217—218.

Zhu G., Jensen R. G., Bohnert H. J. DNA sequence of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit from *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. 1997. Vol. 114. P. 395.

РЕЗЮМЕ

Большинство современных исследований, основанных на молекулярных данных, указывает на то, что эндемичный для Новой Каледонии монотипный род *Amborella* (*Amborellaceae*) является сестринской группой по отношению к большой кладе, объединяющей все прочие покрытосеменные растения (например, Qiu et al., 2000; Soltis et al., 2000; Zanis et al., 2002; APG II, 2003). Однако работы, в которых был сделан вывод о базальном положении *Amborella*, основаны на изучении относительно небольшого (по отношению к общему объему генома) числа участков ДНК. В. В. Горемыкин с соавторами (2003), изучив последовательности 61 белок-кодирующего гена хлоропластного генома, сделали вывод, что *Amborella* формирует сестринскую группу по отношению к *Calycanthus*, а не занимает базальное положение на филогенетическом древе покрытосеменных растений. По нашему мнению, результат В. В. Горемыкина с соавт. (2003) связан не с бóльшим, чем в предыдущих работах, числом проанализированных генов, а с недостаточным числом таксонов (13), привлеченных для анализа. Мы полагаем, что анализ, основанный на данных по 61 гену, не опровергает идею о базальном положении *Amborella*.

Одна из известных работ, в которой сделан вывод о базальном положении *Amborella* (Soltis et al., 2000), основана на анализе данных по трем генам (rbcL, 18S рДНК, atpB) у 567 таксонов. Для того чтобы протестировать новые данные о родственных связях *Amborella*, мы проанализировали данные по трем генам (rbcL, 18S рДНК, atpB) для примерно того же набора из 13 таксонов, который был исследован В. В. Горемыкиным с соавт. (2003). В результате мы получили деревья, очень близкие к тем, которые были построены по данным о 61 гене. Следовательно, простого сокращения числа изучаемых видов без увеличения числа анализируемых генов достаточно для того, чтобы топология дерева изменилась самым существенным образом. Поэтому до тех пор, пока данные по 61 гену не будут проанализирваны у большого числа видов, их нецелесообразно использовать для корректировки сложившихся на основе молекулярных данных представлений о филогении цветковых растений.

УДК 581.526.533

© B. A. Yurtsev

SOME PROBLEMS IN THE BOTANICAL-GEOGRAPHIC DIVISION OF THE NORTH-EASTERN ASIA[1]

Б. А. ЮРЦЕВ. НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
197376 St. Petersburg, Prof. Popov Street, 2
Fax (812)234-45-12
E-mail: yurtsev@IK6026.spb.edu

On the material of the discussions that have been carried on recently in a number of international projects (CAVM, PAF, CAFF), the author's viewpoint is argumented on the problems of the phytogeographic sectoral division and zonation of the northern territories, with focus on Northeastern Asia. The status of a floristic (and phytogeographic) region is grounded for the Arctic proper. The practical absence of gymnosperms in the Arctic (outside zones of arctic/boreal ecotone) is emphasized, which is just opposite to the situation in the Boreal (taiga) zone. It seems to be acceptable to include the North Atlantic treeless oceanic phytochorion along with the North Pacific one in the Arctic Floristic Region (AFR) as two marginal subregions where climate approaches that in the AFR s. str. at the epoch of the first deforestation of the Arctic, and where cold-humidic summers were combined with extremely mild winters, permafrost being lacking. An original definition of the tundra vegetation type was suggested by the author (Yurtsev, 1991) according to six positions; as a result, the general correspondence (even congruence) of the geographic limits of the AFR and those of the circumpolar tundra zone became evident. The total absence of trees even in the best protected sites (except for the Arctic-Boreal ecotonal zones) is specific for the Arctic and testifies to an extreme environment even on the global scale. Regular change (mostly reducing) of the set of woody plant species (from the subzone A to that of E) marks the steps of constriction of vitasphere and phytostrome, its hard carcass getting thinner. It is shown that the mature stages of succession in the subzone A quite fit the definition of the tundra vegetation type; thus, the subzone can be referred to as the high-arctic tundra subzone. The features of the less cold (more southern) subzones of the tundra zone are also discussed. Extraordinary species diversity of the coastal and inner areas of Wrangel Island belonging to subzone B and C (enclaves) could be well explained in terms of the greater age of the flora of Central Beringia and its position at the crossroads of migrations from different parts of the Holarctis, which favoured speciation and immigration of species from various areas.

Key words: botanical-geographic division, Northeastern Asia, Arcic Floristic Region, subregions, circumpolar tundra zone, subzones.

The area of NE Asia constitutes perhaps the most significant block simultaneously within Metaarctic (fig. 1) and Megaberingia (fig. 2) with continuous development of cryophytic and hemicryophytic floras since late Neogene and with rather contrasting physiography where different parts with dissimilar environments were connected by intense floristic exchange (Yurtsev, 1974, 1977, 1994). Of course, the greatest interest was attracted by the problems of phytogeography of the Arctic.

Realization of international projects, such as Conservation of Arctic Flora and Fauna (CAFF), Pan-Arctic Flora (vascular plants: check-list) (PAF), Circumpolar arctic Vegetation Mapping (CAVM), has put in the focus of interests of botanists the problems

---

[1] Presentation at the International workshop at Vladivostok, July 2003.

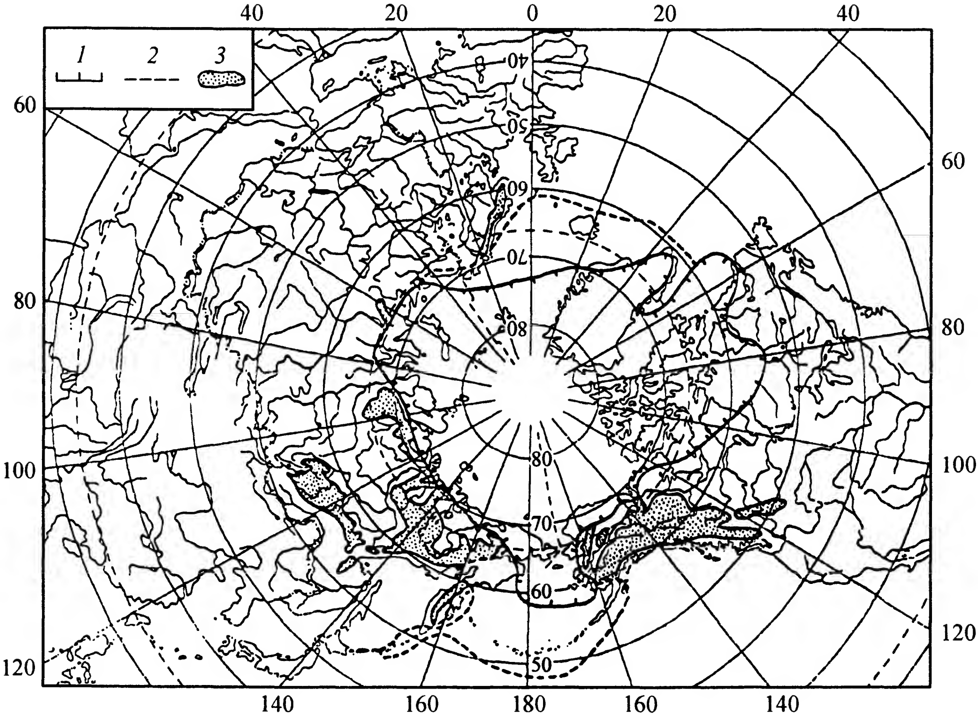


Fig. 1. The Meta-Arctic and its basic parts.

1 — the southern boundary of the Arctic floristic region s. str. (Yurtsev, 1994); *2* — the southern boundaries of oceanic treeless phytochoria in the North Atlantic and North Pacific (parts of the Arctic region s. l.); *3* — high-elevation treeless areas within the Subarctic. (For the detailed explanation see: Yurtsev, 1977, 1997).

of phytogeography of the North, in particular, of Northeastern Asia as a part of Megaberingia — one of the «cradles» of the arctic flora.

The main goal of the presentation is to deliver the author's view on a number of questions that are being vividly debated in literature. Russian botany has priority in this field, though the respective problems are now gaining the heads of botanists in USA, Canada, Japan and the Scandinavian countries. I would mention special initiation in discussing problems of bioclimatic zonation of the Arctic by the Norwegian botanist Arve Elvebakk (1999, 2001; Elvebakk et al., 1999; see also: Razzhivin, 1999). Rich material on this subject is in the recently published 1st version of the map of circumpolar Arctic vegetation (edited by D. Walker), the product of international project CAVM — for a wide circle of users. At the start of PAF and CAVM projects the geographic extent and division of the Arctic were accepted in accordance with two maps of mine (Yurtsev, 1994, fig. 3, *a*, *b*), where fig. 3, *a* reflected the division of the tundra zone into latitudinal phytogeographic subzones and fig. 3, *b* — floristic division of the Arctic into longitudinal sectors (provinces and subprovinces). After many discussions both schemes were somewhat modified. The least agreement has been reached in the nomenclature of latitudinal subzones of the tundra zone, so the neutral letter codes of these units were accepted from the northernmost (A) to the southernmost (E) (for the full set of the latter see below, section 4). Anyway, the performance of this collective project was a significant step in assimilating the Russian tradition in the phytogeography of the Arctic.

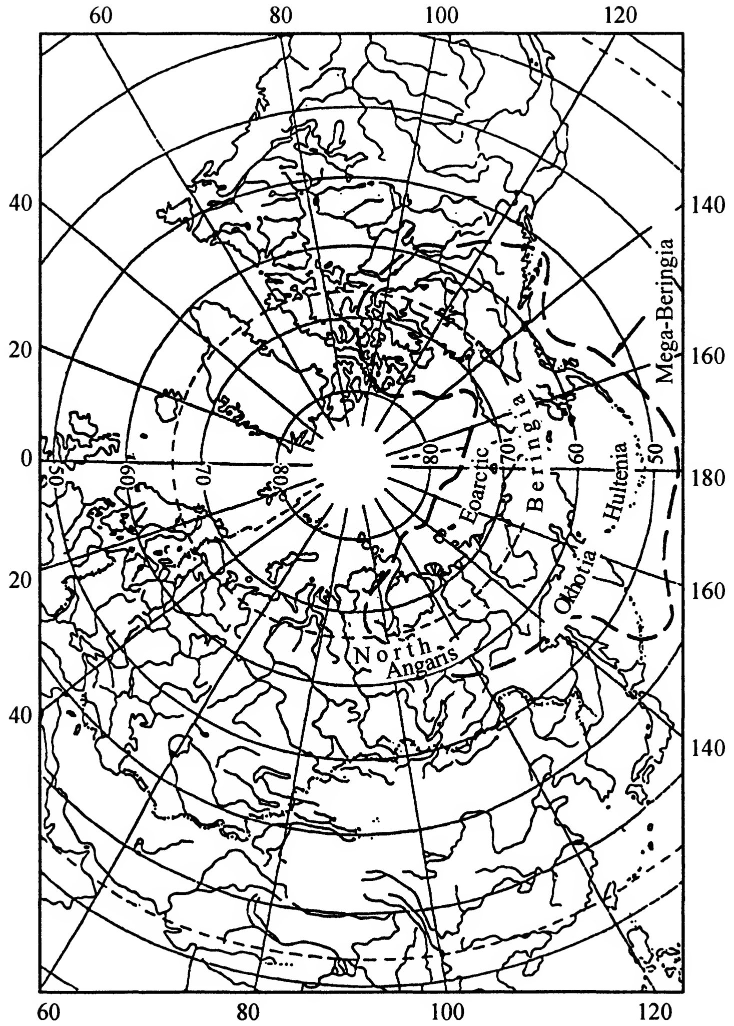


Fig. 2. Mega-Beringia and some parts of it (North Angaris, Beringia s. str., Eoarctic, Okhotia, Hultenia). The dash-line outlines Mega-Beringia. (For the detailed explanation see: Yurtsev, 1974, 1976, 1997).

1. Does the Arctic deserve the rank of a floristic region?

The rank of the Arctic (the most general definition of which is: «northern polar cold treeless territory — division of the globe») until the present time is an item of controversy and discussions with opinions range from «certainly, the region» (or subregion) *via* «circumpolar province of the (Arctic)-Boreal region» to «the total of the northern portions of many different arctic-boreal provinces of the Boreal region» [for the survey and fuller characteristics of the arctic flora see: Yurtsev et al., 1978; Yurtsev, 1994].

It is not a matter of doubt that it is just the arctic (tundra) and boreal (taiga) floras that determine the appearance (image) and specificity of the flora of Russia. This is why both zonal floras are of special interest for us. At the same time, owing to relative simplicity of their composition (especially that of the Arctic flora), they could provide models for elaborating the algorithms of floristic analysis and comparisons as well as a model of florogenesis — that was not only migrational but also autochtonous. In addition, they (as the youngest regions on the global scale) may become objects for recognition and discussion of criteria of the rank of floristic region.

First, I would like to emphasize remarkable negative interrelation of the Arctic and Boreal floras, namely: in the first, there are practically lacking (outside of ecotonal zone) the gymnosperms (a whole division of the plant world!) — if not to consider sporadic records in the southern hypoarctic tundras of *Juniperus communis* s. l. In the first place, *Pinaceae* are absent; but it is just these groups that form the coniferous wreath or trimming around the Arctic with its flowerbeds! Though species diversity of conifers at the planetary level (the more so at the regional) is not large, it is they that determine the taxonomical specificity of the taiga zone whereas their absence — the specificity of the Arctic. Besides, if one does not take into consideration the areas dominated by deciduous larch forests or woodlands under the ultra-continental climate of East Siberia, the taiga zone is dominated by evergreen needle-leaved trees (representatives of microphyllic lines of evolution). It is obvious that the taiga/tundra zones' boundary depends upon the tolerance limit of coniferous trees and stlaniks (creeping trees). In the humidic cold climate of Scandinavia and Kamchatka Peninsula the tree-line (timber-line, forest-line) is composed of low deciduous tree stands of birches of the sections *Albae and Costatae.* It is noteworthy that in the east of Northern Asia (and the Northeastern Asia) the northern and altitudinal boundaries of forest are formed by the representatives of more primitive, less advanced phyla as compared with West Europe.

With the above features is interconnected one more global-scale peculiarity of the Arctic by which it differs from all the other vegetation zones (except for the aridic) beginning from the equatorial one: treelessness, low growth of woody plants in the Arctic — of the classes of prostrate to pulvinate dwarf shrubs, hemiprostrate and orthotropic dwarf shrubs, low shrubs and finally, large shrubs and stlaniks, hibernating under the shelter of snow, the representatives of the upper growth classes being able to regulate their height depending on the depth of snow cover and the lowest strata of air temperature. Within the limits of the Arctic step by step decrease the upper size classes of woody plants, creating the hard carcass of tundra plant communities and controlling the thickness of phytostrome and vitasphere. At the boundary of the hypoarctic and arctic groups of subzones all evergreen dwarf shrubs drop out (disappear) — *Cassiope tetragona* in the last place. In the northernmost subzone (or zone of polar deserts) woody plants are lacking. Plants of lower size classes are more stable, being specialized to use the thermic resources of the lowest strata of atmosphere. Hence, the conclusions by Tolmachev and his followers about the global-scale differences of the Arctic's environment from that of all the other zones; as a consequence — the difference in the set of biomorphs and, thus, in trends and modes of florogenesis and speciation. It is not only the set and ranks of taxa forming the flora that should be taken into consideration in estimating the status and rank of the phytohoria, but also the prevailing types of plants with respect to the various categories of features (structural, functional, ecological) are to be discussed. And, besides, the age of the flora should be taken into account as a real factor. Since the Arctic flora is a comparatively young derivative of the Boreal flora which has spread over rather extensive area, in a rather hostile situation, first of all, the extreme climate. Any new floristic region arises inside an older one, first of all, *via* selection of the species and whole complexes preadapted to the changed climate, including the representatives of the upper altitudinal zones (belts). With respect to the origin of the Arctic flora, such complexes were primarily those of exposed, wind-swept, snowfree in winter, usually stony sites as well as the plants of the opposite habitats — concave slopes and their pediments with snow accumulation and later melting, i. e. with an abbreviated vegetative period in summer.

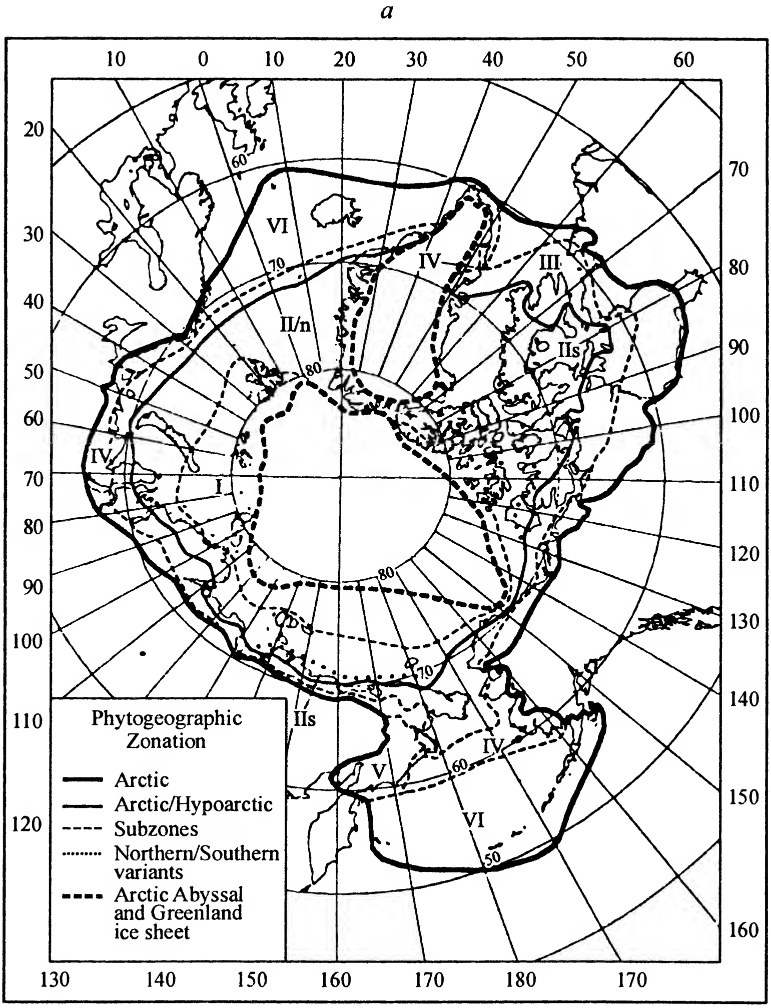


Fig. 3. Phytogeographic zonation of the Arctic.

a: I — High Arctic tundra subzone; II — Arctic tundra subzone; IIn — Northern variant; IIs — Southern variant; III — Northern and middle Hypoarctic tundra subzones; IV — Southern Hypoarctic subzone; V — Large stlanik subzone; VI — Zonal equivalent of subzones IV and V outside the tundra zone (after: Yurtsev, 1994; modified at present).

There is a joke that according to the Synthetic Evolution Theory a species is looked at as a «sack of genes», evolving *via* microevolution processes. Quite analogously, there is a concept of flora as a «sack of taxa», differing in the set and the rank of taxa, the endemic ones taking priority. The phytogeogeraphic school in floristics studies flora as an hierarchic system of (demographic) populations of all the species coexisting on a certain territory, dividing its space and resources and, thus, being connected by coenobiotic interactions. The weighing of any species as a typological element of a given flora is a necessary procedure for the evaluation of the rank of the flora and demarcating its natural boundaries (Yurtsev, 1982, 1987). Each regional flora (the flora of a phytochorion) is structured as a set of elementary (or local) floras of a landscape level and organized as a system of populations.

б

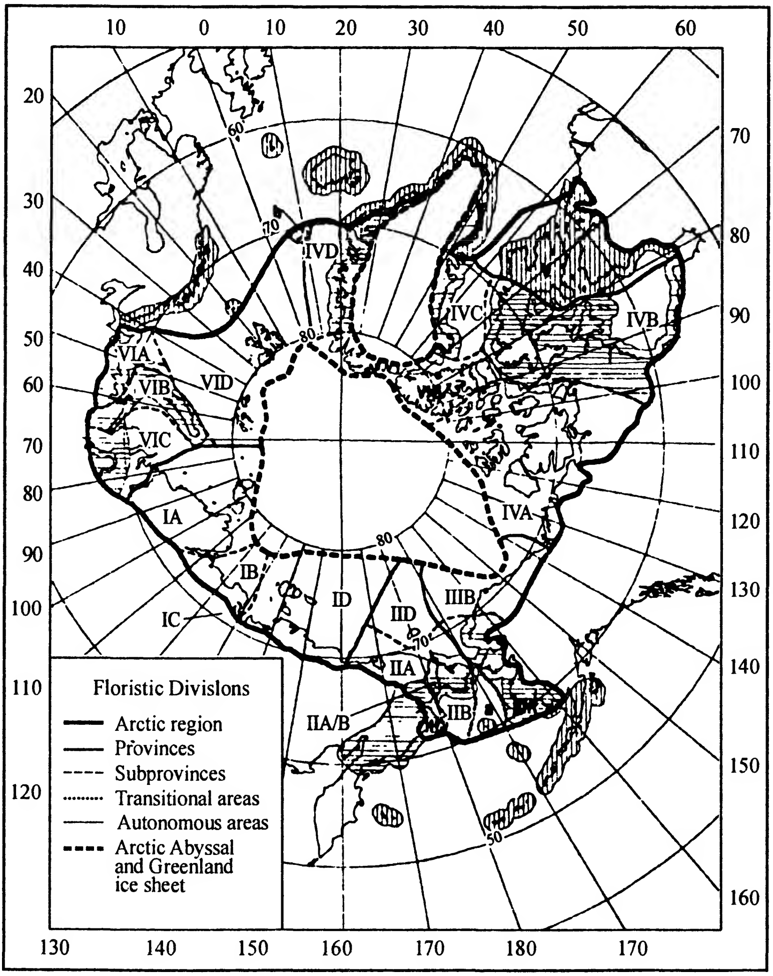


Fig. 3 (*continued*).

b: Floristic division of the Arctic. I — East Siberian province, subprovinces IA: Taimyr, IB: Anabar-Olenek, IC: Kharaulakh, ID: Yana-Kolyma; II — Chukotka province, subprovinces IIA: Continental Chukotka, IIB: Beringian Chukotka, IIC: South Chukotka, IID: Wrangel Island, IIA/B: Amguema transitional area; III — Alaska province, subprovinces IIIA: Beringian Alaska, IIIB: Northern Alaska; IV — Canada-Greenland province, subprovinces IVA: Central Canada, IVB: West Hudsonian, IVC: West Greenland, IVD: East Greenland, IVE: Ellesmere-North Greenland; V — Baffin-Labrador province; VI — European-West Siberian province, subprovinces VIA: Kanin-Pechora, VIB: Ural-Novaya Zemlya, VIC: Yamal-Gydan, VID: Svalbard; *a* — North Beringian insular autonomous area; *b* — Jan Mayen insular autonomous area. Vertically shaded: treeless areas mainly outside the Arctic region, dominated by oceanic complexes; horisontally shaded: areas with oceanic and continental complexes mainly within the Arctic region; not shaded: areas with continental complexes within the Arctic (after: Yurtsev, 1994, modified at present).

2. Is Hultenia (Commander—Aleutian Chain) a part of the Arctic floristic region?

In a broad treatment of the Arctic, the Aleutian, Commander, and Pribyloff islands (along with North-Atlantic treeless islands and the northernmost coast of Fennoscandia) might be referred to as the North Pacific subregion of the Arctic floristic (and phytogeographic) region. It corresponds to general definition of the Arctic as the northern polar cold treeless region.

But in our original treatment (Yurtsev, 1994; Yurtsev et al., 1978) a restricted concept of the Arctic floristic region (AFR) was accepted, excluding both the marginal oceanic phytochorias due to rather contrasting climate (oceanic, without permafrost, rather mild winters, the ocean open throughout the year), flora (lack of continental elements) and vegetation (increased role of herbaceous mesic meadows, though combined with oceanic heaths on elevated areas). Consideration of these «oceanic treeless boreal phytochoria» as two subregions of AFR was made in our works of 1978 and 1994 and was not excluded.

There are numerous paleobotanical data on the original deforestation of the Arctic coasts that occurred ca. 2.5—3 mln years ago at the open Arctic Ocean and cool mild climate with rather rich coniferous forest-tundra; the tundra plants having included *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Saxifraga oppositifolia* etc. (Yursev, 2000). It coincided with the 1st openning of Bering Strait and the migration of Pacific alpine plants along with marine animals (forams, mollusks) up to Iceland.

So, the marginal oceanic treeless areas (hypoarctic in their biota) kept many features of the oldest Arctic. A later formation of permanent sea ice, permafrost, climatic cooling and desiccation created the modern arctic biota and landscapes. Whereas the earliest oceanic species died out in continental sectors, some of relics persisted in the marginal subregions (e. g. *Harrimanella* — 2 sp.). Flora of Hultenia supported permanently a strictly oceanic element in the biodiversity of Megaberingian flora.

E. M. Lavrenko (1951) treated both North-Atlantic and North-Pacific insular areas as separate meadow botanical regions, which need revision with respect to estimating heath vegetation of elevated sites. In fig. 3a (Yurtsev, 1994) oceanic treeless phytochoria outside the Arctic s. str. are considered as analogues of the southernmost two subzones of the tundra zone.

The phytogeographic subzones mirrored on the map, are based on complex criteria, including taxinomic, geographic and biomorphic components of flora (with emphasis on the active—thriving—species) and the set of plant communities (with emphasis on the placor vegetation). At present, the North Atlantic treeless oceanic phytochoria are included in AFR (in the projects mentioned above), but Hultenia is not. In general the Arctic in its extension coincides with the tundra zone.

3. Tundra type of vegetation: definition, the important features. Woody plants as constituents and indicators of zonal conditions

Both maps (fig. 3, *a*, *b*) mentioned above are based on the phytogeographic criteria, but different ones: 2nd — on the composition of taxa, but also those classified by geographic range, growth form and other characters of species, the first — on the combination of structural types (first of all, growth forms — biomorphs, but also ecobiomorphs and coenobiomorphs, coenotypes, etc.) of the plant individuals composing the plant cover and determining its structure. Thus, the physiognomy and structure of the plant cover may be described without using species (and other taxa) names, at least on higher levels of division. Trees and shrubs are the two most important classes of growth forms (or functional types if you like) determining the physiognomy and structure of the plant cover of the Arctic-Subarctic-Boreal zones and the order of magnitude of phytostroma in them. It is not by chance that this criterion was selected for describing the division of the Arctic (= Tundra zone) into subzones. Both oceanic sectors can also be determined by the set and composition of growth forms (with increased role of herbs, decreased — of mosses and lichenes etc.). The basic flora components in both the marginal subregions are oceanic (and in part indifferent) metaarctic and arctic-alpine species along with the oceanic hypoarctic and boreal ones.

Most of the tundra zone's plant communities belong to the tundra type of vegetation, including the mature vegetation of (sub)zone A.

A few comments on the concept «type of vegetation» in Russian geobotanical literature. It is the highest (or one of the highest) units in the ecological-structural classification of vegetation (comparable with that of «class» in ecological-floristic classifications). The basic criterion is usually the dominant or edificator life form (growth form, biomorph) or ecobiomorph (sensu E. M. Lavrenko: biomorph with certain basic ecological features, such as the optimal level of summer warmth and soil moisture). There are two opposite views on vegetation types of tundra in the Russian geobotanical literature: (1) the tundra plant communities belong to several vegetation types: the moss, lichen, dwarf shrub, herb ones, each of which is spread in several zones; (2) there is a single tundra type of vegetation, specific to the tundra zone and its altitudinal analogues (Aleksandrova, 1980). The weak point of this concept is that all the characters for separating the tundra type of vegetation were either negative (e. g. permanent treelessness) or alternative (the dominance of either mosses, or lichens, or dwarf shrubs, or low shrubs, or tussock graminoids; or, in another aspect, the arctic or arctic-alpine, or hypoarctic, or arctic-boreal species). The present author (Yurtsev, 1991) seems to have found several important positive characters of tundra vegetation in common for all or at least a significant portion of tundra plant communities: (1) all tundra plants are low enough to dispose the above-ground organs within the lower above-ground layer warmest in summer and usually snow-protected in winter; shrub plants being able to regulate their height depending on ecological situation (see below); (2) characteristic, often — dominant growth forms of tundra demonstrate a highly-economical production strategy of a stayer (patient, stress-tolerant) with combination of lower rate of production processes, slow growth with the ability to grow at a low level of resources (including summer warmth), greater longevity of vegetative organs and the whole individual plants; many of them being evergreen (including mosses and lichens) or with dead leaves persistent for many years (pulvinate forbs, tussock graminoids, etc.); (3) though different biomorphs may dominate in tundra plant communities, most typical of them is coexistence of low or dwarf shrubs, mosses and lichens in various proportions; (4) very characteristic of tundra plant communities and their ecosystems is the presence over mineral soil horizons of an organic bed of weakly decomposed more or less acidic peat or peat-like organic debris; the formation and development of this layer determine the succession trend and soil quality; this phenomenon is recorded even at the mature stages of succession in the subzone A; (5) in northern subzones the surface organic layer is usually more or less perforated or the bare ground constitutes the background for patches of closed vegetation and bears a peculiar set of vascular plants, mosses, lichens and algae; spots of bare ground have various origin and may occur facultatively (or even regularly in certain habitats) in subzones C, D and E; (6) though the tundra vegetation in different subzones is formed by various zonal elements of flora (arctic, metaarctic, arctic-alpine, hypoarctic, arctic-boreal or polyzonal), it has a core of species whose distribution is restricted to cold treeless areas or at least as common here as in the neighbouring territories of the Subarctic.

Besides the zonal and many intrazonal habitats in the tundra zone and their altitudinal analogues outside it, the tundra plant communities can be met with in the forest-tundra and northern woodland subzone in the Subarctic (intrazonal and extrazonal habitats).

Let us note that there are two complementary major aspects of a plant cover: (1) it is a mixed multi-species population (at the spatial levels from a plant community up to the plant cover of the globe); (2) it is a dynamic coenotical system of different sorts of individuals — growth forms, functional types etc. It is reflected in the dualism of phytosociological classifications: ecological-floristic (Braun-Blanquet's) and ecological-structural (the Russian and American traditions). The ecological-floristic and/or ecological-structural models of the plant cover of a vast area may be based directly on the species set or the dominating growth-forms (hence, one deals with tundra zone, boreal-taiga zone etc.) or the plant cover is considered as a set of plant communities which in their turn may be determined either in terms of their flora, or in terms of functional types.

Then I would stress the special role of woody plants in stabilization of the structure of tundra plant communities, which determines the vertical size of the biospere in the Arctic. The treelessness of the tundra is evidence of extreme environments (in all the other thermic zones at the appropriate precipitation one complex of tree species replace another). The decrease of height of dominant woody plants from the south northward reflects the increase of environment extremity — down to the total disappearance of them in the subzone A. Phylogenetically, tundra woody plants are the descendents of sylvicolous trees, which keep some fundamental structural-functional features such as an ancestral type of smallest veins (Gamalei, 2000). We can roughly divide all the variety of vertical sizes of woody plants in the Arctic into the following 4 height classes:

IV. Small trees—large stlanics—tall shrubs (>2—5 m high).
III. Low to middle shrubs, vertical to hemi-prostrate (0.4—2 m).
II. Vertical to hemiprostrate dwarf shrubs (5—40 cm).
I. Prostrate dwarf shrubs—pulvinate dwarf shrubs (lovet that the former).

Unspecialized woody plants (low trees and shrubs) are able to reduce their height passing to lower size classes, whereas some specialized ones are restricted to a certain vertical layer. Reducing size of leaves and inflorescence in obligately dwarf shrubs usually correlates with the increase in number of leaves and shoots («horizontal expanding»). The distribution of maximal vertical sizes among the subzones of the tundra zone is like this:

IV class is normal and highest in the forest-tundra subzone; it is the largest regular class of woody plants in large stlanik subzone; low trees sporadically occur in the southern hypoarctic tundra subzone (E), where tall shrubs of birch and alder shrubby stlaniks are common.

III class is among dominant growth forms in the subzone «E» and sporadically occurs in subzone D — in the middle hypoarctic tundras — on flood plains and in well drained depressions of relief (willows), but is lacking in the northern hypoarctic tundras in Chukotka.

Both classes are represented mainly by hypoarctic and arctic-boreal species.

II class is dominant in the middle and especially northern hypoarctic tundras, where it is represented both by cryophyte (arctic-alpine and metaarctic) and the oligotrophic hypoarctic and arctic-boreal species. In subzone C (southern arctic tundras) the only regular hemiprostrate dwarf shrub is the metaarctic evergreen *Cassiope tetragona*, though in continental enclaves in West-Central parts of Wrangel Island low hemiprostrate hypoarctic shrubs of II class are locally present in well protected depressions of valleys.

I class (only cryophytes!) dominates the northern arctic tundras (subzone B) and is occasionally present in subzone A.

Whereas miniature woody plants of the two lowest (II and I) classes appears rather conservative, the representatives of III and IV classes are able to change their vertical size and other features of growth forms both as modification or genetically. E. g., *Salix pulchra* Cham. s. l. is represented in the vicinity of Bilibino settlement (Anyui Mts., the northem taiga subzone) by two entities described as species, but often treated as subspecies: 1) *S. pulchra* s. str., a low hemiprostrate shrub, lesser than 1 m high, with purple glabrous twigs and glabrous leaves, and *S. anadyrensis* Flod., a small tree 4—6 m high, with few trunks and with sublanate twigs and loose patent hairs on petioles and median vein (beneath). *S. pulchra* s. str. grows on terraces in larch — dwarf shrub-moss oligotrophic forest, and *S. anadyrensis* — in flood plain larch-chosenia tall shrub-herb forest. In the flood-plain of Amguema river (on the isthmus of Chukchi Peninsula) the both entities are tall (1.5—2 m high) shrubs differing in the leaf vesture, but outside flood plains *S. pulchra* s. str. is represented by variety of growth forms invarious tundras and mires — down to prostrate shrubs. On Wrangel Island *S. pulchra* is always a prostrate dwarf shrub, even under the shelter of low shrub thicket of *S. lanata*, which testifies to genetical determination of prostrate growth. The situation much resembles that in species of salmons of Elgygytkyn Lake (Mednikov, 1995) with a series of fish taxa, described as 1 wide-spread conifer species and several endemic oligotrophic ones sometimes treated as separate genera. B. M. Mednikov found out that those are genetically controlled Discrete Adaptation Norms with simple mechanisms of switching over from one genetical program to other. The formation of this mechanism should have occupied a significant time span, but their rise much facilitated adaptative evolution of taxa.

4. Discussion questions in treatment of certain subzones

Below some controversies in treating certain subzones by different authors are briefly considered. The names of subzones accepted by the author (A—E) are as follows:

Letter code	Yurtsev, 1994	Suggestion in a Western style
A	High-arctic tundra	Northern high-arctic tundra
B	Northern arctic tundra	Middle high-arctic tundra
C	Southern arctic tundra	Southern high-arctic tundra
D_1	Northern hypoarctic tundra	Northern low arctic tundra
D_2	Middle hypoarctic tundra	Middle low arctic tundra
E_1	Southern hypoarctic tundra	Southern hypoarctic tundra
E_2	Large stlanik subzone	Southernmost (large stlanik) hypoarctic tundra

For the synopsis of terms in wide use see below (codes of the literature sources are: A — Aleksandrova, 1977, 1980; M — Matveeva, 1998; E — Elvebakk, 1999; W — D. Walker, 2003).

Unit A: polar desert zone (A, M, E), herb-cryptogam subzone of tundra zone (W)

Unit B: northern arctic tundra (A), arctic tundra (M), northern arctic zone (E), prostrate shrub tundra subzone (W)

Unit C: middle and southern arctic tundra (A), northern typical tundra (M), middle arctic tundra (E), hemiprostrate dwarf shrub tundra subzone (W)

Unit D: northern and middle subarctic tundra (A), typical tundra (the largest version) (M), southern arctic tundra (E), erect dwarf shrub tundra subzone (W)

Unit E: southern subarctic tundra (A), southern tundra (M), low shrub tundra (E), erect low shrub tundra (W)

Consideration of the questions is made on the circumpolar material.

4.1. Polar desert or high-arctic (northern high-arctic) tundra?

The widespread tradition to call this most extreme desert-like version of arctic vegetation «polar desert» (as a zonal unit of highest rank) is based mostly on physiognomic special criteria (see works by L. C. Bliss, but also Elvebakk). The lowest limit of mean July temperature is normally +2 °C, though Edlund et Alt (1989) record +3 °C (but subzone B in Wrangel Island at Rodjers Bay shows +2.4 °C!). Subzone A is lacking in the Beringian Arctic, but appears in the marginal areas of Megaberingia (e. g. Prince Patrick Island).

The area of zonal distribution of «polar deserts» does not deserve the rank of a zone. The dominance of open, mostly stony surfaces with sparse groupings of pulvinate plants testifies to a very low rate (or blocking) of successions (the analogous sparse barren vegetation in the neighbouring subzone of the northern arctic tundra is similar in composition). In sites with accumulation of fine-grain material, frost-boil-hummocky tundras not seldom are widespread with analogous floristic composition; but on tops of hummocks a prostrate-to-pulvinate dwarf shrub *Dryas integrifolia* (or *Salix arctica*) is usually replaced by cushions of *Saxifraga oppositifolia* (on carbonate bedrock). Such plant communities fit practically all the diagnostic features of the tundra vegetation type (Yurtsev, 1991); in the Russian zonal terminology they may be called «high-arctic tundras».

4.2. Floristically rich arctic tundras of Wrangel Island. Comparison with the tundras of the Chukotka mainland

High species diversity of local floras on Wrangel Island leads to controversy in estimating subzonal situation. The tundras of the southern and western coasts or sometimes all coastal tundras are considered either as northern arctic tundras (NA) or as the southern arctic (SA) ones (Elvebakk et al., 1999). The enclaves in the western-central parts with «islets» of low-shrub polygons (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. glauca*) are referred to either as «typical tundras» (= the northern hypoarctic ones) (Sekretareva, 1998; Elvebakk et al., 1999) or as a peculiar variant of the southern arctic tundras (Yurtsev et al., 2001, 2002). Comparison of them with «typical tundras» of Chukotka (including those on noncarbonate rocks) proves their belonging to one of the subzones of arctic tundras, SA to be exact; among the criteria — 70 % of cryophyte species in the flora composition, presence of all true high-arctic species *sensu* Tolmachev of the given sector, presence of all characteristic plant communities of NA tundras — incl. dry polygonal ones; presence of «microplacors» with characteristic arctic sod soils (Yurtsev, 1987, 1989). Their floristic richness, increased tolerance of many genera and species to rather cold climate (the mean July temperature 2.4—3.6 °C) could be explained by a long history of adaptive evolution (since late Pliocene) and floro- and phytocoenogenesis under the condition of alternation of the periods of exposing shelf (which was resulted in floristic connections with mountainous areas of Asia and North America) and those of its flooding (with insular isolation). Among the striking differences of Wrangel Island's enclaves of SA tundras from the «typical tundras» of Continental Chukotka is the disappearing of many oligotrophic hypoarctic dwarf shrubs and low shrubs (incl. *Betula exilis*) and the relict condition of the others (Yurtsev, 1987, 1994). On the contrast to SA enclaves of the island, SA tundras of the northern coast in Central Chukotka are depauperated floristically, especially in the arctic (incl. amphi-Beringian) and high-arctic elements. They seemed to have come into existence very late — on the base of the flora of the northern hypoarctic tundras in Central Chukotka at flooding shelf through extinction of relatively thermophilic components of the tundras. Such is a normal reaction of a flora on the rapid changing of climate (immigration of species from outside and especially speciation occur much later). Another difference of SA tundras of Central Chukotka and North Alaska (Barrow and Prudhoe Bay areas) is widely spreading of peaty gleyish soils and mires — a consequence of climatic humidity (constant cold fogs in a very short summer). At the same time the northern archipelagoes of East Siberia, separated from the mountainous floras of Northeast Asia and the northwestern North America by vast areas of «yedoma» plain with icy permafrost and similar loess-like shelf areas, have rather poor floras, despite the absence of big glaciation in the past.

It is remarkable that in local floras of the mainland of Chukotka and Wrangel Island (northern arctic to southern hypoarctic) the share of circumpolar species lists but 1/3 and sometimes passes prevalence to other elements (e. g. amphi-Beringian or Asian) (Yurtsev et al., 2001).

The northern (s. str.) hypoarctic tundras (NHA) in Chukotka differ from those of many other sectors of the Arctic by lacking the low shrub vegetation. In the easternmost Chukotka Peninsula the fiords lacking low shrubs are situated in immediate vicinity to those including a wide belt of willow and alder shrub thickets (largely due to protection from cold northern and northeastern winds in summer and winter).

4.3. Southern hypoarctic tundras of Chukotka and Alaska: the interrelation of tussock and shrub tundras

It is remarkable that in enclaves of southern hypoarctic tundras in the east of Chukotka peninsula the dwarf birch and cottongrass tussocks oligotrophic tundras loose importance in contrast with the great role of willow and alder thickets with boreal relicts; but the share of cryophyte species also increases up to 1/2 whereas that of hemicryophytes decreases down to 1/4 (against to 1/3 in the LF of hypoarctic tundra subzones).

The dominance of shrub tundra in the southern hypoarctic tundra (E) subzone is recorded for the southern parts of Seward Peninsula in West Alaska. But, in general, on plains and high terraces of Beringian Arctic (east of Olenek River) there dominate Eriophorum vaginatum dwarf shrub-peatmosses tussock tundra on loess-like silt Quaternary sediments with heavy permafrost, with shrubs pushed out to well drained slopes and floodplain. The total of vascular plant species in these tussocks hardly lists 10. The main dominant shrub species in tussocks and shrub tundras on the either side of Bering Strait are the same (e. g. *Betula exilis*, *Alnus fruticosa*, *Salix lanata* subsp. *richardsonii* etc.) with an admixture of differential ones (with trans-Beringian affinity!). It is important to note that the floristic composition of tussock tundras and their landscape importance in subzones E and D (2) are almost the same.

4.4. The large stlanik hypoarctic subzone

This vegetation on the boundary between the southern hypoarctic tundra and the northern taiga (montane variants) is a most disputable with a range of labels from the dark taiga forest (e. g. Sochava, 1956, also Belikovitch, 2001) to shrub thickets (Aleksandrova, 1977, 1980). The large stlanik subzone (with a differential species *Pinus pumila*) is similar by availability of summer warmth with the Kolymean northern taiga but differs in winter climate conditions: storm-winds with redistribution of snow and winter thaws.

Not all botanists realize the profound biological difference of stlaniks (and 'stlanicheks'— small stlanik-like creeping dwarf shrubs: Yurtsev, 1968) from the true shrubs and dwarf shrubs: an almost unlimitedly long growth of numerous «skeleton axes», which is being supported by their lying down and rooting.

Silty terraces and plains in the large stlanik subzone are normally occupied by the *Eriophorum vaginatum* tussock tundras, sometimes with low shrubs of *Pinus pumila* and alder. Flood-plains usually bear forest and tall shrubs of arboreal *Salicaceae* (3 genera) and are very enriched by boreal species. For large stlaniks is characteristic «vegetative power». By their structure the communities dominated by large stlaniks are not a forest, but a specific formation of the subalpine («podgoltsovy») belt in the zonal position.

Conclusions and final statements.

In this presentation the main emphasis was put on latitudinal zonation reflecting the distribution of summer warmth, but not less important is also its relation to precipitation depending on the continentality/oceanity of climate, which has a longitudinal trend. Within longitudinal sectors biodiversity strictly depends on physiography and lithological diversity.

Key-factor for understanding the role of NE Asia as the greatest (in the north) centre of biodiversity and of origin of many taxa is its position at crossing of two global structures: Metaarctic (fig. 1) and Megaberingia (fig. 2). The 1st has longitudinal, circumpolar distribution, integrated development of cryophyte complexes in the Arctic and high-elevation belts in the Subarctic — within the latitudinal borders of Hypoarctic Zone (Yurtsev, 1966), but here at the higher elevation. The second is running between East Taymyr and the western Canadian Arctic Archipelago and western Central Canada and contacts in the south with florogenetically rich mountain areas of East and Central Asia. It supports a gradient from ultracontinental climates in some parts of NE Asia up to ultraoceanic one in Hultenia. Let us add the availability of great migrational routes in Asia and in America (*via* North American Cordilleras), also along the coasts of North Pacific and Arctic Oceans; the rhythmic global changes of climate in Quaternary — which much strengthened the climate contrasts — from cryo-xeric intervals to warm-humid. But these great changes of environments in NE Asia were not cata-trophic (in contrast to the Atlantic sector) since they did not lead to full destruction of flora over vast areas: there existed extensive areas with permanently continental and those with maritime climates as well as areas with intermediate climates changing periodically from continental to maritime (Central Beringia and Okhotia). The effect of glaciations and sea transgressions on Biotas was also not catastrophic, it increased the diversity of ecological situations (Yurtsev, 1974).

At last, rather complex physiography and lithological diversity provided the possibility for the existence of various isolated populations, at least some of which became the ancestors of new races or species. Whereas the great migrational routes supported not only arrival of additional taxa, but also wide spreading of new ones. In this respect, the periodical exposure of shelf was a factor of prime importance as well as evidence, the pair of highly specialized pulvinate relic species: *Oxytropis putoranica* (Taymyr) — *O. uniflora* (Wrangel Island) in sect. *Baicalia* (Yurtsev, 1988).

The general conclusion is: in different sectors of the Arctic the level of floristic richness of plant communities, local floras and regional floras comparable by their rank could much differ depending on the natural history of the sector even under similar hydrothermic conditions. And in Megaberingia (in particular, in Central Beringia) the level of floristic richness is the highest, besides, the same species and genera in various sectors may have their limit of tolerance in various subzones (as a witness, penetrating of many southern, incl. steppe species, to northern arctic tundras subzone in Wrangel Island).

At this stage of knowledge we should distinguish individual features in the behavior of different geographic populations of the same species. Northeastern Asia provides us with very good polygon for such studies and for examination of the role of biodiversity for stability of ecosystems. With respect to the changes in plant affinity to different plant communities, the problem of geographic pattern has been considered recently by I. B. Kucherov (2003). Two sorts of examples follow. The harshest habitats (windswept snow-free) are occupied in various sectors by different species of *Salix*: in Yamal — by *Salix nummularia*, in Taymyr — by *S. arctica*, in Tiksi Harbour area — by *S. sphenophylla*, on coastal plains of Wrangel Isl. — by a prostrate race of *S. glauca*, in mountainous Chukotka — by *S. rotundifolia* on basic rocks and *S. phlebophylla* — on acidic ones, on Ellesmere Island (high arctic Canada) the only willow species — *S. arctica* — populates the full set of habitats — from sedge mires to snow-free driest ridges. In some sectors of the Arctic the full set of habitats is populated by a single species of *Dryas* (e. g. by *Dryas punctata* in Tiksi or *D. integrifolia* in Canadian Arctic Archipelago). In the easternmost Chukchi Peninsula the same set of habitats is distributed between 5 species, 4 of which are represented by two ecotypes (the similar situation occurs in Seward Peninsula). Thus, many parts of Northeastern Asia are not only a center of diversity, but also that of origin for many species or even groups of species (as was demonstrated on the examples of several groups in *Dryas*, *Oxytropis*, *Taraxacum*, *Artemisia*: Korobkov, 1981; Yurtsev, 1997).

Let me finish this presentation by saying that the flora of NE Asia provides also the greatest potential reserve for florogenesis and adaptive evolution in the Arctic and Subarctic, but also for economic and scientific utilization, and a primary object for conservational concern.

Acknowledgements

The author expresses warm gratitude to his colleagues in the Komarov Botanical Institute and outside for the collaboration in field works and the processing of collections and for discussion of the results. Of special importance were discussions with such outstanding scientists as A. Tolmachev, V. Soczava, E. Lavrenko, V. Zherikhin, N. Vorontsov, E. Hultèn, T. Böcher, one of the founders of beringiology — David Hopkins or, among still active J. Mathews, A. Sher, A. Elvebakk, V. Krasilov and many others. Many thanks to the organizers of this symposium for the invitation.

LITERATURE CITED

Aleksandrova V. D. Geobotanicheskoe rajonirovanie Arktiki i Antarktiki // Komarovskie chtenija. V. 29. L., 1977. 188 s. [*Aleksandrova V. D.* Geobotanical division of the Arctic and Antarctic].

Aleksandrova V. D. The Arctic and Antarctic: their divisiion into geobotanical areas (transl. by Doris Löve). Cambridge, 1980. 247 p.

Belikovich A. N. Landshaftnaja floristicheskaja neodnorodnost' rastitel'nogo pokrova (na primere model'nykh rajonov Severo-Vostoka Rossii). Vladivostok, 2001. 248 s. [*Belikovich A. N.* Landscape floristic heterogeneity of plant cover (at the example of model areas of Russian North-East)].

Edlund S. A., Alt B. T. Regional congruence of vegetation and summer climate pattern in the Queen Elisabeth Islands. Northwest territories, Canada // Arctic, 1989. Vol. 42. P. 3—23.

Elvebakk A. Bioclimatic zonation and subdivision of the Arctic // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 81—112.

Elvebakk A. Definition of the Arctic for the CAFF Flora group // First International Flora and Fauna (CAFF) Flora Group Technical Report N 10. 2001. P. 10—17.

Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V. Yu. Delimitation, zonal and sectoral subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora project // The species concept in the high North. Oslo, 1999. P. 375—386.

Gamalei Ju. V. Strukturno-funktsional’noe raznoobrazie vidov — osnova raznoobrazija flor i tipov rastitel’nosti // Sravnitel’naja floristika na rubezhe III tysjacheletija/ SPb, 2000. S. 350—374. [*Gamalei Yu. V.* Structural-functional species diversity — base for floras and vegetation types diversity]

Korobkov A. A. Polyni Severo-Vostoka SSSR. L., 1981. 121 s. [*Korobkov A. A.* Wormwoods of the North-East of USSR].

Kucherov I. B. Geograficheskaja izmenchivost’ tsenoticheskoj priurochennosti rastenij i ee prichiny (na primere Evropejskogo Severa) // Zhurnal Obshchej Biologii. 2003. T. 64. N 6. S. 479—500. [*Kucherov I. B.* Chorological pattern in plant affinity to different communities and its causes (by the examples of the North European forests)].

Lavrenko E. M. O printsipakh botaniko-geograficheskogo rajonirovanija Palearktiki // Bot. zhurn. 1948. T. 33. N 1. [*Lavrenko E. M.* About principles of botanical-geographic division of Paleoarctic].

Matveeva N. V. Zonalnost v rastitelnom pokrove Arktiki. SPb, 1998. 220 s. [*Matveeva N. V.* Zonation in plant cover of the Arctic].

Mednikov B. M. Problema vidoobrazovanija i adaptivnyje normy // Zhurn. Obshhej biologii. 1987. T. 84, N 1. S. 15—26. [*Mednikov B. M.* The problem of speciation and adaptive norms].

Razzhivin V. Yu. Zonation of the vegetation in the Russian Arctic // The species concept in the High North. Oslo, 1999. P. 113—130.

Sekretareva N. A. Tundrovye plakornye soobshestva v rajone verkhov’ev reki Neizvestnoj (ostrov Vrangelja) // Bot. zhurn. 1999. T. 83. N 3. S. 99—107. [*Sekretareva N. A.* Tundra placor communities in the area of upper reaches of the river Neizvestnaya (Wrangel Island)].

Soczava V. B. Tiomnokhvojnye lesa // Rastitelnyj pokrov SSSR. M.-L., 1956. S. 139 [*Soczava V. B.* Dark coniferous forests // Vegetation cover of the USSR].

Walker D. A. (Ed.) Map of vegetation of the Circumpolar Arctic. Scale 1 : 7.5 mln. Anchorage. 2003.

Yurtsev B. A. Gipoarkticheskij botaniko-geograficheskij pojas i proiskhozhdenie ego flory // Komarovskie chtenija. V. 19. L., 1966. 94 s. [*Yurtsev B. A.* Hypoarctic botanical-geographic belt and its flora’s origin].

Yurtsev B. A. Flora Suntar-Khajata. Problemy istorii vysokogornykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri. L., 1968. 235 s. [*Yurtsev B. A.* The flora of Suntar-Hayata. Problems of the history of highland landscapes of Siberian North-East].

Yurtsev B. A. Problemy botanicheskoj geografii Severo-Vostochnoj Azii. L., 1974. 159 s. [*Yurtsev B. A.* Problems of botanical geography of Northeastern Asia].

Yurtsev B. A. Problemy pozdnekajnozojskoj paleogeografii Beringii v svete botaniko-geograficheskikh dannykh // Beringija v kajnozoe. Mater. Vsesojuzn. simp. «Beringijskaja susha i ee znachenie dlja razvitija golarkticheskikh flor i faun v kajnozoe». Khabarovsk, 14—15 maja 1973. Vladivostok, 1976. S. 101—120 [*Yurtsev B. A.* Problems of the Late Cenozoic paleogeography of Beringia in light of phytogeographic evidence].

Yurtsev B. A. O sootnoshenii arkticheskoj i vysokogorno-subarkticheskikh flor // Problemy ekologii, geobotaniki, botanicheskoj geografii i floristiki. L. 1977. S. 125—138 [*Yurtsev B. A.* About interrelations of arctic and highland subarctic floras].

Yurtsev B. A., *Tolmachev A. I.*, *Rebristaja O. V.* Floristicheskoe ogranichenie i rasdelenie Arktiki // Arkticheskaja floristicheskaja oblast’. L. 1978. [*Yurtsev B. A.. Tolmachev A. I.*, *Rebristaya O. V.* Floristic demarcation and division of the Arctic].

Yurtsev B. A. Megaberingija i kriokserícheskie ehtapy istorii ee rastitel’nogo pokrova // Komarovskie chtenija. V. 33. Vladivostok, 1976. S. 3—53 [*Yurtsev B. A.* Megaberingia and cryo-xeric stages of the history of its plant cover].

Yurtsev B. A. Rol’ istoricheskikh uslovij v osvoenii rastenijami ekstremal’nykh uslovij podzony arkticheskikh tundr // Bot. zhurn. 1987. T. 72. N 12. S. 1336—1447. [*Yurtsev B. A.* The role of historical conditions in plant settling of extreme conditions of the arctic tundra subzone].

Yurtsev B. A. Vidy roda *Oxytropis* sekt. *Baicalia* (sem. *Fabaceae*) i problema kontinental’nykh svjazej vo flore ostrova Vrangelja // Bot. Zhurn. 1988. T. 73. N 12. S. 1649—1664. [*Yurtsev B. A. Oxytropis* species of the sect. *Baicalia* (*Fabaceae*) and problems of continental connections of Wrangel Island’s flora].

Yurtsev B. A. Flora kak prirodnaja sistema // Bjyl. MOIP. 1982. T. 87. V. 4. S. 3—22. [*Yurtsev B. A.* Flora as a natural system].

Yurtsev B. A. Rol’ istoricheskikh uslovij v osvoenii rastenijami ehkstremal’nykh uslovij podzony arkticheskikh tundr // Bot. zhurn. 1987. T. 73. N 12. S. 1649—1664. [*Yurtsev B. A.* The role of historical condition in plant settling of extreme environments of the arctic tundra subzone].

Yurtsev B. A. Plakornye arkticheskie tundry ostrova Vrangelja (okrestnosti bukhty Somnitel’naja) // Bot. zhurn. 1989. T. 74. N 3. S. 298—313. [*Yurtsev B. A.* Placor arctic tundras of Wrangel Island (vicinities of the Somnitelnaya Bay)].

Yurtsev B. A. Problemy vydelenija tundrovogo tipa rastitel’nosti // Bot. zhurn. 1991. T. 76. N 1. S. 30—41. [*Yurtsev B. A.* Problems of recognition of the tundra vegetation type].

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // Journal of Veg. Sci. 1994. V. 5, N 6. P. 765—776.

Yurtsev B. A. Analysis of evolutionary differentiation in some key arctic-alpine taxa: *Dryas*, *Oxytropis* sect. *Arctobia*, *Taraxacim* sect. *Arctica* // Opera Botanica. 1997. Vol. 132. P. 27—39.

Yurtsev B. A. O vremeni i prichinakh pervichnogo obezlesenija Arktiki // Bot. zhurn., 2000. T. 85, N 2. S. 35—46 [*Yurtsev B. A.* About the age and reasons of primary deforestation of the Arctic].

Yurtsev B. A., *Katenin A. E.*, *Koroleva T. M.* i dr. Opyt sozdanija seti punktov monitoringa bioraznoobrazija Aziatskoj Arktiki na urovne lokal'nykh flor. Zonal'nye trendy // Bot. zhurn. 2001. T. 86. N 9. S. 1—27. [*Yurtsev B. A.*, *Katenin A. E.*, *Koroleva T. M.* et al. An attempt of creation of biodiversity monitoring sites network in the Asian Arctic at the local floras level].

Yurtsev B. A., *Zverev A. A.*, *Katenin A. E.* i dr. Gradienty taksonomicheskikh parametrov lokal'nykh flor Aziatskoj Arktiki (v seti punktov monitoringa bioraznoobrazija) // Bot. zhurn. 2002. T. 87. N 6. S. 1—28. [*Yurtsev B. A.*, *Zverev A. A.*, *Katenin A. E.* et al. Gradients of taxonom,ical parameters of local floras in the Asian Arctic (in the biodiversity monitoring sites network)].

РЕЗЮМЕ

По материалам оживленных дискуссий в рамках действующих и сейчас международных проектов CAVM, PAF и CAFF аргументируется точка зрения автора на проблемы флористического районирования и ботанико-географической зональности северных территорий, в первую очередь Северо-Восточной Азии и других частей Мегаберингии. Отстаивается статус флористической и ботанико-географической области (АФО) для Арктики собственно. Большое значение придается отсутствию в АФО (кроме полосы экотона) голосеменных, что составляет разительный контраст с бореальной (таежной) зоной, на большем протяжении представленной областью вечнозеленых хвойных лесов. Допускается возможность включения в АФО Северо-Атлантической холодной безлесной фитохории и Северо-Тихоокеанской (областей Исландского и Алеутского барических минимумов с мягкими теплыми зимами, открытым зимой океаном, без вечной мерзлоты) на правах окраинных подобластей; биоклиматические условия в последних, по-видимому, во многом сходны с таковыми на основной территории Арктики в позднем плиоцене — в период ее первичного обезлесения (Юрцев, 2000). Приводится оригинальное определение тундрового типа растительности по 6 позициям; показано общее территориальное соответствие АФО и циркумполярной тундровой зоны. Отсутствие яруса деревьев (вне полосы арктобореального экотона) специфично для Арктики и выделяет ее из всех термических и биоклиматических поясов Земли; климат АФО экстремален на глобальной шкале. Деревянистые жизненные формы (ЖФ) играют существенную роль во всех подзонах тундровой зоны, кроме самой северной, однако состав и размерный класс их с юга на север ступенчато изменяются за счет выпадения более рослых форм, что приводит к истончению витасферы и фитостромы и сужает диапазон адаптивной эволюции. Зрелые сукцессионные стадии в самой северной подзоне (А) — там, где они реализуются, — отвечают определению тундрового типа растительности и могут именоваться (в российской системе терминов) высокоарктическими тундрами. Обсуждаются особенности и границы более южных подзон тундровой зоны, экотонное положение подзоны крупных стлаников на северо-востоке Азии (подгольцовый пояс в зональной позиции). Аномальное для АФО видовое разнообразие тундр о-ва Врангеля (подзона В с анклавами подзоны С) объяснимо благоприятными условиями для видообразования и флорогенеза в Берингийской Арктике как «флорогенетической лаборатории» северных территорий Голарктики (Юрцев, 1987).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3

© Л. Ф. Яндовка

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССА МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) В СВЯЗИ С ВОДНЫМ РЕЖИМОМ

L. F. YANDOVKA. CYTOLOGICAL ANALYSIS OF MICROSPOROGENESIS IN *CERASUS VULGARIS* (*ROSACEAE*) AS RELATED TO WATER REGIME

Тамбовский государственный университет им. Державина

Поступила 07.05.2003
Окончательный вариант получен 28.11.2003

Изучены особенности микроспорогенеза, а также развития пыльцевого зерна у *Cerasus vulgaris* в условиях водного дефицита и избыточного водообеспечения. Установлено, что водный стресс расширяет спектр частоты и характера нарушений при образовании тетрад микроспор, снижает фертильность и жизнеспособность пыльцы.

Ключевые слова: водный стресс, микроспорогенез, фертильность и жизнеспособность пыльцы, *Cerasus vulgaris*.

В последние десятилетия изучение действия экологических факторов на растительные организмы становится все более актуальным. Наиболее уязвимым органом растения при неблагоприятных условиях является цветок со всеми его элементами. Однако исследования реакции репродуктивных структур на воздействия экологических факторов еще не получили достаточного развития. Слабо изучены они у многолетних, в частности, плодовых растений. В литературе имеются данные о влиянии температуры на генеративные процессы плодовых культур. Однако стрессовое состояние растений может быть индуцировано и другими факторами, одним из которых является водообеспечение. Водный стресс у растительного организма может быть вызван дефицитом воды в почве, затоплением, резкой сменой влагообеспеченности. Это приводит к функциональным расстройствам и нарушениям в протекании репродукционных процессов.

Формирование генеративных органов характеризуется наличием критических периодов, когда растения особенно чувствительны к воздействиям окружающей среды (Козлова, 1959; Светлов, 1960; Сказкин, 1971, Березенко и др., 1986; Спицын, 1994, и др.). Одним из таких периодов является микроспорогенез. В литературе имеются работы по различным аспектам изучения процессов микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у растений рода *Cerasus*. Типичные нарушения у ряда сортов вишни описаны многими авторами (Харитонова, 1971; Tabacaru, Stefureac, 1986; Назарова, Симонова, 1989; Furucawa, Bucovac, 1989; Машкин, 1994). Имеются данные о фертильности и жизнеспособности пыльцы некоторых представителей рода *Cerasus* (Жидкова, 1985; Дебискаева, 1995; Монаенкова и др., 2001, и др.), о влиянии на процесс микроспорогенеза у вишни внешних условий (Волошина, 1970; Рассветаева, 1982; Назарова, Истомина, 1994, 1995; Грибановская, 2000). Большинством авторов установлено неблагоприятное влияние температурного стресса.

Слабая изученность вопросов влияния водного стресса на процессы микроспорогенеза у плодовых растений, в том числе у *Cerasus vulgaris*, послужила основанием для проведения настоящего исследования.

Материал и методика

В качестве объектов были взяты широко известные в Центрально-Черноземной зоне России сорта вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill.) — Владимирская, Любская, Жуковская, а также новые сорта — вишне-черешневый гибрид Чародейка, вишне-черемуховый гибрид Харитоновская, вишневый гибрид Интенсивная селекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина (г. Мичуринск Тамбовской обл.).

Растения произрастали в трех вариантах водообеспечения: 1) контроль — влажность почвы 70—75 % от полной полевой влагоемкости (ППВ) (фон естественного увлажнения при поддержании заданного уровня влажности с помощью полива); 2) почвенная засуха — 30—45 % ППВ; 3) полив — более 85—90 % ППВ (естественные условия увлажнения при поддержании заданного уровня влажности с помощью ежедневного полива).

Исследования мейоза проводили на давленых препаратах (Топильская и др., 1975). После мацерации 1N HCl материал окрашивали ацето-гематоксилином. Спермиогенез изучался по методике Д. А. Транковского в модификации лаборатории цитогенетики ВНИИГиСПР (Романова и др., 1988). Качество пыльцы оценивали с помощью окрашивания в ацетокармине, а ее жизнеспособность — путем проращивания на искусственной питательной среде.

Результаты и обсуждение

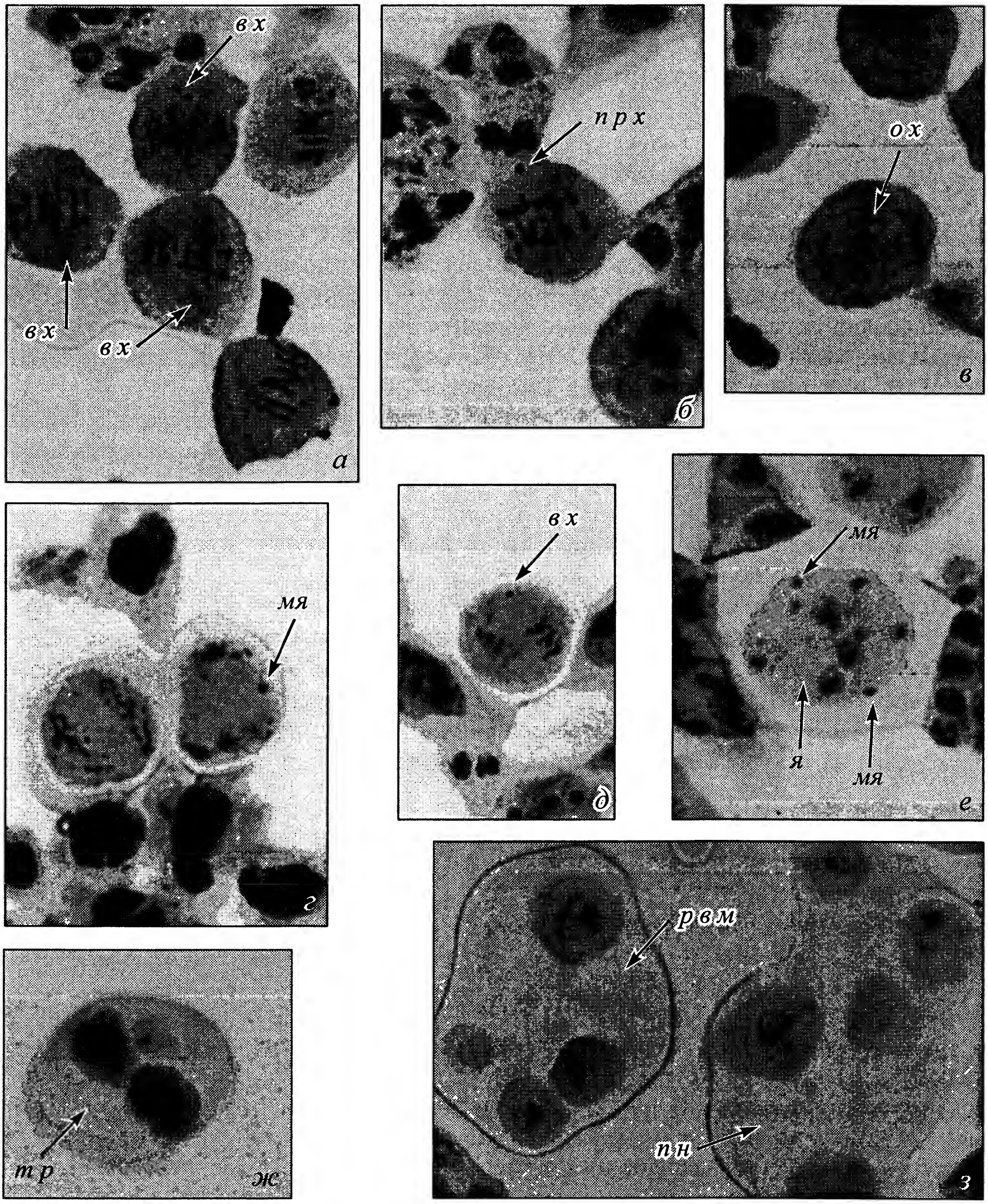
Процесс формирования микроспор путем мейотического деления микроспороцитов у вишни обыкновенной в условиях Тамбовской обл. начинается в конце апреля.

В ходе изучения процесса мейоза была установлена в ряде случаев асинхронность делений микроспороцитов, которые в одном и том же пыльнике могут находиться на разных стадиях — от профазы I до анафазы II. Изучая процесс мейоза у растений *C. vulgaris* в различных условиях водообеспечения, были проанализированы не только частота, но и характер нарушений. Обнаруженные в процессе мейоза нарушения были разделены на 2 группы: типичные (наиболее часто встречающиеся) и нетипичные (редко встречающиеся). Типичные нарушения в различном сочетании были найдены у всех изученных растений.

В **профазе I** у контрольных и опытных растений наблюдали только нетипичные нарушения в форме явления цитомиксиса.

В **метафазе I** (MI) у контрольных и опытных растений обнаружены униваленты и биваленты, лежащие вне метафазных пластинок (см. рисунок, *а*). Эти нарушения, которые мы отнесли к типичным, были зафиксированы у контрольных растений с различной частотой: 16.6 % (Любская), 18.0 (Жуковская), 19.1 (Владимирская), 36.5—41.4 (Харитоновская, Интенсивная, Чародейка).

Процент клеток с нарушениями в MI и их характер зависят от водообеспеченности растений (табл. 1). На водный дефицит различные сорта реагировали по-разному. Частота встречаемости с нарушенным делением увеличивается при водном



Нарушения на различных стадиях мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris.*

а — метафаза I (сорт Жуковская, почвенная засуха); *б* — ранняя анафаза I (сорт Чародейка, контроль); *в* — анафаза I (сорт Харитоновская, контроль); *г* — телофаза I (сорт Любская, полив); *д* — метафаза II (сорт Чародейка, контроль); *е* — телофаза II (сорт Чародейка, почвенная засуха); *ж* — образование тетрад микроспор (сорт Владимирская, почвенная засуха); *з* — образование тетрад микроспор (сорт Харитоновская, контроль). *в х* — выбросы хромосом; *мя* — микроядра; *о х* — отставания хромосом; *п н* — пентада; *п р х* — преждевременное расхождение хромосом; *р в м* — различная величина микроспор; *т р* — триада; *я* — ядра в клетке (>4). Увеличение ×600.

ТАБЛИЦА 1

Характер и частота нарушений MI мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	555	106	Выбросы хромосом и унивалентов	19.10 ± 1.7
	П	515	108		21.00 ± 1.8
	ПЗ	507	144		28.40 ± 2.0
Любская	К	511	85	То же	16.63 ± 1.6
	П	493	105		21.30 ± 1.8
	ПЗ	518	142		27.41 ± 2.0
Жуковская	К	516	93	» »	18.02 ± 1.7
	П	521	114		21.88 ± 1.8
	ПЗ	588	209		35.54 ± 2.0
Харитоновская	К	661	235	» »	36.45 ± 1.9
	П	704	260		36.93 ± 1.8
	ПЗ	682	255		37.39 ± 1.9
Чародейка	К	662	274	» »	41.38 ± 1.9
	П	681	308		45.23 ± 1.9
	ПЗ	699	338		48.35 ± 1.9
Интенсивная	К	645	240	» »	37.21 ± 1.9
	П	664	293		44.13 ± 1.9
	ПЗ	621	292		47.02 ± 2.0

Примечание. Здесь и далее в таблицах: К — контроль, П — полив, ПЗ — почвенная засуха.

стрессе у сортов Интенсивная, Владимирская, Любская, Жуковская (на 20.9—49.3 %). Незначительное влияние почвенной засухи на сорта-гибриды (Харитоновская, Чародейка) объясняется, очевидно, устойчивостью их генотипов. Избыточное водообеспечение вызывало также повышение процента клеток с нарушениями, однако разница между контролем и опытом невелика — до 21 % (Любская).

В **анафазе I** (AI) выявлено множество нарушений, связанных с поведением унивалентов. Часть из них случайно распределяется между полюсами и попадает в какое-либо из дочерних ядер. В процессе расхождения хромосом к полюсам наблюдали отставшие (см. рисунок, *в*) и забежавшие униваленты (см. рисунок, *б*), неодновременное и численно неравномерное расхождение хромосом к полюсам. Некоторые отставшие униваленты впоследствии в телофазе I образуют микроядра, которые обычно разрушаются, но иногда проходят дальнейшие стадии мейоза. Все перечисленные нарушения — типичные. Нетипичные нарушения AI: выбросы бивалентов за пределы веретена деления, образование мостов между неразошедшимися к полюсам хромосомами. Частота встречаемых клеток с нарушениями у контрольных растений в AI составляет от 10.2—11.7 % (Владимирская, Любская, Жуковская) до 29.4—42.3 % (Интенсивная, Харитоновская, Чародейка).

При водном дефиците количество клеток с нарушениями в AI увеличивается на 9.2—59.0 % (табл. 2). Избыточное водообеспечение незначительно влияет на прохождение фазы AI у всех изученных сортов за исключением сорта Любская.

Отставшие при расхождении отдельные хромосомы или их группы в **телофазе I** (TI) формируют в материнских клетках микроспор от одного до нескольких (в типичном случае 1—2) варьирующих по величине микроядер (см. рисунок, *г*), либо подтягиваются к полюсам. Нетипичные нарушения были следующие: нали-

ТАБЛИЦА 2

Характер и частота нарушений AI мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	538	55	Отставание хромосом	10.22 ± 1.3
	П	589	77	То же	13.07 ± 1.4
	ПЗ	579	115	» », выбросы унивалентов	19.86 ± 1.7
Любская	К	566	65	Отставание хромосом	11.48 ± 1.3
	П	552	130	То же	23.55 ± 1.8
	ПЗ	575	161	» », выбросы унивалентов	28.00 ± 1.9
Жуковская	К	625	73	» », выбросы унивалентов	11.68 ± 1.3
	П	646	93	То же	14.40 ± 1.4
	ПЗ	495	161	» », хромосомные мосты	32.53 ± 2.1
Харитоновская	К	719	258	То же	35.88 ± 1.6
	П	709	263	» »	37.09 ± 1.8
	ПЗ	597	236	Оставание хромосом, выбросы унивалентов	39.53 ± 2.0
Чародейка	К	693	293	Оставание, преждевременное расхождение хромосом, выбросы унивалентов, хромосомные мосты	42.28 ± 1.9
	П	687	324	То же	47.10 ± 1.9
	ПЗ	639	340	» », неравномерное расхождение хромосом	53.20 ± 2.0
Интенсивная	К	615	181	Отставание, раннее расхождение хромосом, выбросы унивалентов, хромосомные мосты	29.43 ± 1.8
	П	546	205	Отставание, раннее расхождение хромосом, хромосомные мосты	37.55 ± 2.1
	ПЗ	588	269	Отставание, раннее расхождение хромосом, выбросы унивалентов	45.75 ± 2.1

чие 3 и большего числа микроядер, неравная величина ядер, образующихся в результате нарушений хода мейоза. Частота клеток с нарушенным делением в TI у изученных сортов в контроле изменяется от 9.8—14.2 (Владимирская, Жуковская, Любская) до 24.3—38.6 % (Чародейка, Интенсивная, Харитоновская).

В TI так же как и на предыдущих стадиях мейоза, имеются различия между контрольными и опытными растениями (табл. 3). Наиболее заметно реагируют на почвенную засуху сорта Чародейка и Жуковская, причем различными были не только частота встречаемости клеток с нарушениями между контрольными и опытными растениями (39.0, 62.0 %), но и спектр характера нарушений. Если у контрольных растений сорта Жуковская характер нарушений ограничивался 1—2 микроядрами в цитоплазме, то у растений, произрастающих при водном дефиците, отмечены большее число микроядер (1—3), явление цитомиксиса и неравная величина ядер. Избыток влаги в почве значительно повлиял на ход TI у сортов Любская и Жуковская (разница между контролем и опытом составляет 39.6 и 55.2 %).

ТАБЛИЦА 3

Характер и частота нарушений TI мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	518	51	1—3 и > число микроядер	9.85 ± 1.3
	П	554	65	То же	11.73 ± 1.4
	ПЗ	480	99	» »	20.63 ± 1.8
Любская	К	536	76	» »	14.18 ± 1.5
	П	498	117	» »	23.49 ± 1.9
	ПЗ	482	119	» »	24.69 ± 2.0
Жуковская	К	542	57	1—2 микроядра	10.52 ± 1.3
	П	503	118	1—3 и > число микроядер	23.46 ± 1.9
	ПЗ	467	132	То же, неравная величина ядер, цитомиксис	28.27 ± 2.1
Харитоновская	К	690	266	1—2 микроядра, неравная величина ядер	38.55 ± 1.9
	П	638	269	То же	42.16 ± 2.0
	ПЗ	619	290	» »	46.85 ± 2.0
Чародейка	К	617	150	1—2 микроядра	24.31 ± 1.7
	П	648	197	То же, цитомиксис	30.40 ± 1.8
	ПЗ	641	255	1—3 микроядра, неравная величина ядер	39.84 ± 2.0
Интенсивная	К	564	214	1 и > число микроядер	37.94 ± 2.0
	П	604	262	То же	43.38 ± 2.0
	ПЗ	571	274	1—3 микроядра, неравная величина ядер	48.00 ± 2.1

Второе деление мейоза протекает в ряде случаев также с аномалиями. Наиболее типичным нарушением **в метафазе II** (MII) была дезориентация хромосом. Обнаружены отставшие и выброшенные за пределы метафазных пластинок хромосомы (см. рисунок, *д*). Нетипичные нарушения: неравная величина групп, цитомиксис. Доля клеток с нарушенным делением в MII составила у контрольных растений сортов Владимирская, Жуковская, Любская 9.3—12.1 % и 30.0—45.2 % у сортов Харитоновская, Интенсивная, Чародейка. Связь между водным режимом исследуемых растений и характером нарушений в MII мейоза не была выявлена. Заметно различалась частота встречаемости аномальных клеток у контрольных и опытных растений (табл. 4). На водный дефицит все исследуемые сорта (кроме сорта Харитоновская) ответили увеличением частоты клеток с нарушенным делением (до 55 %). Избыток влаги в почве на стадии MII значительно увеличил процент нарушений. Более всего клеток с нарушенным делением у поливаемых растений сорта Жуковская (разница между контролем и опытом составляет 42 %).

В **анафазе II** (AII) так же как и в AI, наблюдали задержку хромосом в экваториальной области, отставание и забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления, неравномерное распределение хромосом. Следствием этого является образование микроядер в тетрадах микроспор. Подобное поведение хромосом мы относим к разряду типичных нарушений. Нетипичные нарушения AII: цитомиксис, образование хромосомных мостов, неравная величина групп (в основном гибриды). Частота клеток с нарушенным делением у контрольных растений в AII

ТАБЛИЦА 4

Характер и частота нарушений MII мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	568	53	Отставшие и выброшенные хромосомы	9.33 ± 1.2
	П	508	75	То же	14.87 ± 1.6
	ПЗ	539	100	» », цитомиксис	18.55 ± 1.7
Любская	К	555	67	Отставшие и выброшенные хромосомы	12.07 ± 1.4
	П	529	105	То же	19.85 ± 1.7
	ПЗ	498	95	» »	19.08 ± 1.8
Жуковская	К	502	60	» »	11.95 ± 1.4
	П	503	104	» »	20.69 ± 1.8
	ПЗ	577	128	» »	26.83 ± 2.0
Харитоновская	К	657	197	» », неравная величина групп	29.98 ± 1.8
	П	566	184	То же	32.50 ± 2.0
	ПЗ	585	198	» »	33.85 ± 2.0
Чародейка	К	633	286	» »	45.18 ± 2.0
	П	616	319	» », цитомиксис	51.89 ± 2.0
	ПЗ	602	364	То же	60.46 ± 2.0
Интенсивная	К	592	223	Отставшие и выброшенные хромосомы, неравная величина групп	37.67 ± 2.0
	П	614	267	То же	43.49 ± 2.0
	ПЗ	564	297	» », цитомиксис	52.66 ± 2.1

от 11.1—13.8 (сорта Любская, Владимирская, Жуковская) до 33.6—58.0 % (сорта Харитоновская, Интенсивная, Чародейка). Опытные растения отличаются по характеру и частоте нетипичных нарушений (табл. 5). У неполиваемых растений чаще, чем у контрольных, наблюдали образование хромосомных мостов и цитомиксис. Водный дефицит, как и на предыдущих стадиях мейоза, способствовал увеличению частоты клеток с нарушениями. Особенно это проявилось у сортов Жуковская (> на 55.8 %), Интенсивная (> на 34.1 %) и Чародейка (> на 18.9 %). Значительные отклонения от контроля при избыточном увлажнении показали лишь сорта Жуковская (> на 37.7 %) и Интенсивная (> на 21 %).

Типичные нарушения **телофазы II** (TII): клетки с разным числом ядер (больше (см. рисунок, *е*) или меньше 4); клетки с 1—2 микроядрами (см. рисунок, *е*), образовавшимися в результате ошибок при распределении хромосом между дочерними клетками мейоцитов на предыдущих стадиях мейоза. Частота клеток с такими нарушениями у контрольных растений в TII: 10.8—21.4 (сорта Жуковская, Любская, Владимирская) и 47.5—52.1 % (сорта Интенсивная, Харитоновская, Чародейка). Нетипичные нарушения мейоза TII в форме цитомиксиса, образования 3 и большего числа микроядер (до 8—9) редки и наблюдаются в основном у сортов-гибридов.

В TII у всех сортов, произрастающих при дефиците влаги, выявлена максимальная частота встречаемости клеток с нарушениями (табл. 6). Более всего разница выражена у сортов Жуковская (43.2 %), Владимирская (39.0 %), Любская (37.0 %).

ТАБЛИЦА 5

Характер и частота нарушений AII мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	458	56	Отставание, выбросы и преждевременное расхождение хромосом	12.23 ± 1.5
	П	473	79	То же	16.70 ± 1.7
	ПЗ	472	75	» »	15.89 ± 1.7
Любская	К	499	57	» »	11.09 ± 1.4
	П	514	91	» », неравномерное распределение хромосом	17.70 ± 1.7
	ПЗ	453	82	» », хромосомные мосты	18.10 ± 1.8
Жуковская	К	578	80	Отставание, выбросы и преждевременное расхождение хромосом	13.84 ± 1.4
	П	518	115	То же, хромосомные мосты	22.20 ± 1.8
	ПЗ	505	158	То же, цитомиксис	31.28 ± 2.1
Харитоновская	К	649	218	Отставание, выбросы и преждевременное расхождение хромосом	33.59 ± 1.9
	П	674	239	То же	41.39 ± 1.9
	ПЗ	585	257	Отставание, выбросы, преждевременное и неравномерное расхождение хромосом, цитомиксис	43.93 ± 2.1
Чародейка	К	660	383	Отставание, выбросы и преждевременное расхождение хромосом, неравномерное распределение хромосом, цитомиксис	58.03 ± 1.9
	П	641	418	То же, хромосомные мосты	65.20 ± 1.9
	ПЗ	474	339	Отставание, выбросы, неравномерное и преждевременное расхождение хромосом	71.52 ± 2.1
Интенсивная	К	578	216	Отставание, преждевременное расхождение и выбросы хромосом	37.37 ± 2.0
	П	552	261	То же, хромосомные мосты	47.28 ± 2.1
	ПЗ	598	339	То же	56.69 ± 2.0

Избыточное водообеспечение также повлияло на TII, что выразилось в увеличении частоты встречаемости клеток с нарушениями, более всего у сортов Жуковская (41.2 %), Любская (36.8), Интенсивная (22.9).

Наблюдаемое разнообразие нарушений на стадии **тетрад** было также разделено на 2 группы. Типичные нарушения: тетрады с разным числом микроядер, возникших в результате ошибок при распределении хромосом между мейоцитами, а также в результате структурных реорганизаций хромосом; наличие 1 или 2 микроядер в одной из микроспор тетрады; тетрады с высоким числом микроядер; формирование пентад и гексад (см. рисунок, *з*), обычно содержащих небольшое количество

ТАБЛИЦА 6

Характер и частота нарушений TII мейоза при микроспорогенезе у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	584	125	Число ядер > 4, 1—2 микроядра	21.40 ± 1.7
	П	613	155	То же	25.28 ± 1.8
	ПЗ	593	208	Число ядер > или < 4, 1—2 микроядра	35.07 ± 2.0
Любская	К	717	84	Число ядер > 4, 1—2 микроядра	11.72 ± 1.2
	П	615	114	То же	18.54 ± 1.6
	ПЗ	500	93	» », нерасхождение ядер	18.60 ± 1.7
Жуковская	К	619	67	Число ядер > 4, 1—2 микроядра	10.82 ± 1.6
	П	679	125	То же	18.40 ± 1.5
	ПЗ	459	115	Число ядер > или < 4, 1—2 микроядра	25.05 ± 2.0
Харитоновская	К	696	343	То же, цитомиксис	49.28 ± 1.9
	П	701	355	Число ядер > или < 4, 1—6 микроядер, нерасхождение ядер, цитомиксис	50.64 ± 1.9
	ПЗ	676	343	Число ядер > или < 4, 1—3 микроядра, цитомиксис	50.74 ± 1.9
Чародейка	К	703	366	Число ядер > или < 4, 1—6 микроядер, нерасхождение ядер, цитомиксис	52.06 ± 1.9
	П	535	390	Число ядер > или < 4, 1—5 микроядер, нерасхождение ядер, цитомиксис	61.42 ± 1.9
	ПЗ	640	453	Число ядер > или < 4, 1—5 микроядер, нерасхождение ядер	70.78 ± 1.8
Интенсивная	К	593	284	Число ядер > или < 4, 1—2 микроядра, цитомиксис	47.49 ± 2.0
	П	641	395	Число ядер > или < 4, 1—3 микроядра	61.62 ± 1.9
	ПЗ	575	355	Число ядер > или < 4, 1—4 микроядра, цитомиксис, нерасхождение ядер	61.74 ± 2.0

микроядер. В связи с нарушениями в ходе редукционного деления происходит неравномерное распределение ядерного материала. Очень часто величина и форма микроспор в тетрадах различаются (см. рисунок, *ж*, *з*). Нестандартные нарушения на стадии образования тетрад: формирование вместо тетрад диад, триад (см. рисунок, *ж*), гептад, октад; наличие большого числа микроядер в микроспорах. Частота клеток с нарушениями на стадии тетрад в контроле составляет 11.6—24.9 % у сортов Жуковская, Любская, Владимирская и 39.6—51.4 — у сортов Интенсивная, Чародейка, Харитоновская.

Анализ стадии образования тетрад в связи с водным режимом показал, что контрольные растения отличаются от опытных достоверно меньшим средним числом

ТАБЛИЦА 7

Характер и частота нарушений на стадии тетрад микроспор у *Cerasus vulgaris* в связи с разным водообеспечением

Сорта	Вариант опыта	Общее число проанализированных клеток	Число клеток с нарушенным делением	Характер нарушений	% клеток с нарушениями ±m
Владимирская	К	590	147	Микроспоры разной величины, пентады	24.92 ± 1.8
	П	586	151	Микроспоры разной величины, триады, пентады, гексады, гептады с микроядрами	25.77 ± 1.8
	ПЗ	643	220	То же	34.24 ± 1.9
Любская	К	657	101	Пентады, гексады с 2—3 микроядрами	15.37 ± 1.4
	П	628	148	Микроспоры разной величины, триады, пентады, гексады с микроядрами	23.56 ± 1.7
	ПЗ	561	187	Микроспоры разной величины. Триады, пентады, гексады с 2—3 микроядрами	33.33 ± 2.0
Жуковская	К	680	79	Триады, пентады, гексады	11.62 ± 1.2
	П	616	157	То же	25.49 ± 1.8
	ПЗ	509	140	» »	27.50 ± 2.0
Харитоновская	К	759	382	Триады, пентады, гексады, гептады	50.32 ± 1.8
	П	709	380	Микроспоры разной величины, микроядра, диады, триады, пентады, гексады, гептады, октады	53.60 ± 1.9
	ПЗ	662	351	То же, нерасхождение ядер	53.02 ± 1.9
Чародейка	К	677	348	Микроспоры разной величины, микроядра, диады, триады, пентады, гексады, нерасхождение ядер	51.40 ± 1.9
	П	608	334	Микроспоры разной величины, диады, триады, пентады, гексады, гептады, микроядра	54.93 ± 2.0
	ПЗ	669	411	То же	61.43 ± 1.9
Интенсивная	К	618	245	Микроспоры разной величины, триады, пентады, гексады, микроядра	39.64 ± 2.0
	П	657	394	То же	59.97 ± 1.9
	ПЗ	629	369	» »	58.66 ± 2.0

клеток с нарушениями (табл. 7). Наибольший процент нарушений (в сравнении с контролем) из неполиваемых растений выявлен у сортов Любская, Жуковская, Владимирская, Интенсивная, из поливаемых растений — у сортов Жуковская, Любская, Интенсивная.

Анализ поведения хромосом в процессе мейоза показал, что у всех сортов в первом делении в метафазе выявлен больший процент нарушений, чем в анафазе. Подобное явление можно объяснить лизисом выброшенных хромосом. При переходе от анафазы I к телофазе I частота встречаемости клеток с нарушенным делением в основном не увеличивается. К концу первого деления хромосомы подтягиваются к полюсам. Во втором делении при переходе с метафазы к анафазе частота клеток с нарушенным делением возрастает. Это свидетельствует о нарушении процессов карио- и цитокинеза. При переходе с анафазы II к телофазе II частота нарушений в основном не повышается, что связано с частичным подтягиванием хромосом к концу мейоза. В процессе мейоза у *C. vulgaris* образуются тетраэдральные тетрады. Образование тетрад происходит по симультанному типу.

После образования микроспор начинается развитие пыльцевого зерна. Тип развития пыльцы у вишни обыкновенной — нормальный. При нормальном типе микроспоры сильно увеличиваются в объеме перед делением (Алимова, 1994). После митотического деления ядер *C. vulgaris* образуются пыльцевые зерна из 2 клеток: вегетативной и генеративной. Второе митотическое деление, происходящее в генеративной клетке, приводит к образованию 2 спермиев. Следовательно, пыльца у растений *C. vulgaris* — трехклеточная.

Многочисленные исследования пыльцы различных сортов вишни обыкновенной и гибридов показали, что ее фертильность, определяемая окрашиванием в ацетокармине, достаточно высока — 62—87 %. Пыльца вполне жизнеспособна, хорошо прорастает на искусственных питательных средах. Следует отметить, что жизнеспособность пыльцевых зерен генотипически «старых» сортов (Владимирская, Любская, Жуковская) составляет 16—32 %, что в 2—2.5 раза превышает жизнеспособность пыльцы «новых» сортов (гибриды Харитоновская, Интенсивная, Чародейка). Выявленная закономерность соответствует тому, что мы наблюдали при изучении процесса мейоза: частота микроспороцитов с нарушенным делением на всех стадиях была выше у сортов-гибридов.

Процесс развития пыльцы зависит от водообеспеченности растений. Особенно ухудшает качество пыльцевых зерен дефицит влаги в почве. Более всего недостаток влаги влияет на жизнеспособность пыльцы. При водном дефиците у всех сортов снижается процент проросших на искусственной питательной среде пыльцевых зерен, например, у сорта Любская на 40.9 %, у сорта Интенсивная на 64.0 %. Фертильность у неполиваемых растений снижается незначительно: на 3.4 % (Чародейка), 9.1 % (Интенсивная), 13.1—15.2 % (Владимирская, Любская, Жуковская, Харитоновская). Избыточное водообеспечение незначительно вызывало снижение процента фертильности и жизнеспособности пыльцевых зерен.

Выводы

1. У *Cerasus vulgaris* в контроле наблюдается широкая изменчивость частоты и характера типичных и нетипичных нарушений мейоза при микроспорогенезе при достаточно высоком проценте жизнеспособности и фертильности пыльцы.
2. Характер нарушений процесса микроспорогенеза генетически детерминирован. Нарушения в ходе мейоза, формирования и развития пыльцы наиболее часты у гибридов.
3. Водный стресс (особенно водный дефицит) увеличивает частоту нарушений в процессе мейоза, а также снижает фертильность и жизнеспособность пыльцы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Микроспора // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб., 1994. Т. 1. С. 82.

Березенко Н. П., *Третяк К. Д.*, *Завгородняя В. Г.* Эмбриогенез и осыпание цветков и завязей у некоторых сортов вишни // Всесоюз. совещ. эмбриол. раст. Кишинев, 1986. С. 180.

Волошина А. А. Жизнеспособность пыльцы черешни, вишни и их гибридов // Бюл. Гос. Никитск. Бот. Сада. 1970. Вып. 1. № 12. С. 18—20.

Грибановская Т. В. Биологические особенности пыльцы некоторых плодовых культур // Матер. Междунар. науч.-практич. конф. молодых ученых. Мичуринск, 2000. Ч. 1. С. 20—25.

Дебискаева С. Ю. Фертильность пыльцы сортов черешни // Сб. науч. тр. Сев.-Кавк. НИИгорн. и предгорн. садоводства «Интенсификация садоводства». Нальчик, 1995. Вып. 5. С. 90—93.

Жидкова Е. Н. Жизнеспособность пыльцы вишне-черешневых гибридов и их исходных форм // Сб. науч. тр. «Биологические основы селекции растений». Воронеж, 1985. С. 55—62.

Козлова Н. А. Некоторые морфологические особенности развития генеративных органов и семян у вишни латвийской низкой (*Cerasus fruticosa*) // Бот. журн. 1959. Т. 45. № 1. С. 84—89.

Машкин С. И. Цитогенетический анализ спонтанных и искусственных гибридов и аллополиплоидов *Cerasus* // Генетика. 1994. Т. 30 (прил.). С. 98.

Монаенкова С. Н., *Жуков О. С.*, *Фролова А. А.* и др. Пыльца отдаленных гибридов и сортов вишни и малины // Матер. VIII Междунар. семинара-совещ. фитофизиологов. Тамбов, 2001. С. 112—115.

Назарова М. Н., *Истомина Е. А.* Влияние температурного стресса на особенности развития мужского гаметофита вишни войлочной // Генетика. 1994. Т. 30 (прил.). С. 107.

Назарова М. Н., *Истомина Е. А.* Влияние температурных условий формирования пыльцы вишни войлочной на ее фертильность и частоту выхода геномных мутаций // Сб. науч. тр. «Селекционно-генетические проблемы развития садоводства в средней полосе европейской части России». Мичуринск, 1995. С. 134—136.

Назарова М. Н., *Симонова О. А.* Мейоз при микроспорогенезе и качество пыльцы у вишни войлочной // Сб. науч. тр. «Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции растений». Воронеж, 1989.

Рассветаева Э. Г. Характеристика особенностей пыльцевой фертильности косточковых // Матер. Всесоюз. совещ. «Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений». Киев, 1982. С. 117—119.

Романова Н. П., *Шелаботин Г. П.*, *Леонченко В. Г.* и др. Методические рекомендации по применению цитологических методов в плодоводстве. Москва, 1988. 50 с.

Светлов П. Г. Теория критических периодов и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез // Вопросы цитологии. М.; Л., 1960. С. 263—285.

Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л., 1971. 80 с.

Спицын И. П. Генетика, цитология, эмбриология вишни. Экология. Тамбов, 1994. 107 с.

Топильская Л. А., *Лучникова С. В.*, *Чувашина Н. П.* Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на яцето-гематоксилиновых давленых препаратах // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 58—61.

Харитонова Е. Н. Цитологические исследования косточковых // Тр. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1971. Т. 12. С. 188—204.

Furucawa Y., *Bucovac M. J.* Embryo sac development in sour cherry during the pollination period as related to fruit set // Hort Sci. 1989. Vol. 24. N 6. P. 1005—1008.

Tabacaru C. D., *Stefureac T. J.* L’embryogenese chez certaines sortes de griottiers (*Prunus cer.* L.) // Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Végét. 1986. T. 31. N 1. P. 19—22.

SUMMARY

Features of microsporogenesis and the development of pollen grain in *Cerasus vulgaris* Mill. are studied under conditions of water deficiency and excess water supply. The water stress is found to enlarge the range of frequency and the character of infringements during microspore tetrade formation; it reduces pollen fertility and vitality.

УДК 581.5 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© А. Г. Боголюбов

ДИНАМИКА БИОМАССЫ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В ЕЛЬНИКЕ СФАГНОВО-ЧЕРНИЧНОМ

A. G. BOGOLJUBOV. DYNAMICS OF BIOMASS AND MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) IN PICEETUM SPHAGNOSO-MYRTILLOSUM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: bogoljub@mail.ru

Поступила 30.10.2003
Окончательный вариант получен 6.02.2004

Приведены данные по 36-летней динамике морфометрических характеристик и биомассы *Picea abies* в ельнике сфагново-черничном (1967—2003 гг.). Предложена математическая модель, в основе которой лежит уравнение Л. Г. Раменского кинетики роста. Модель описывает динамику плотности взрослой части популяции ели, среднего диаметра сечения ствола, средней площади сечения ствола, суммы площадей сечений, средних масс надземных органов и корней деревьев и биомассы древостоя ели. Излагается способ оценки параметров модели.

Теоретические значения среднего диаметра сечения ствола отклоняются от наблюденных величин в среднем на 0.6 %, средней площади сечения — на 1.7, размера взрослой части популяции ели — на 2.1, удельной суммы площадей сечений — на 2.8 %. Погрешность расчета средней массы растения равна 2.0, биомассы — 3.0 %. Благодаря учету изменчивости параметров кинетики радиального роста удалось добиться столь незначительного расхождения между теоретическими и наблюденными величинами. Сделан прогноз до 2050 г.

Ключевые слова: популяционная динамика, еловые леса, моделирование, *Picea abies*.

Эта работа появилась благодаря статистической обработке данных по динамике плотности и основных морфометрических показателей ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) в ельнике сфагново-черничном. Исходно не ставилась задача построения математической модели динамики морфометрических характеристик и плотности взрослой части популяции ели европейской, образующей верхний материнский полог данного сообщества. Вместе с тем хорошо протоколированный материал, который был получен под руководством В. Г. Карпова коллективом сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова, а также наши современные наблюдения позволяют ее предложить. В основу модели положено уравнение Л. Г. Раменского (1908) кинетики роста, которое применено к диаметру сечения ствола. Небольшие выкладки, которые пришлось сделать, помогли описать динамику плотности взрослой части популяции ели, среднего диаметра сечения, средней площади сечения и суммы площадей сечений. Ранее опубликованные данные по модельным деревьям дали возможность построить удовлетворительные калибровочные формулы, связывающие массу и диаметр сечения ствола. В результате получены оценки биомассы надземных органов и корней взрослых елей. Предлагаемая модель далеко не совершенна, и в дальнейшем желательно описать вертикальную дифференциацию популяции ели и включить динамику молодых генераций ели. Данная модель не описывает динамику всех компонентов популяции и, по-видимому, справедлива на отрезках времени, ограниченных субклимаксовыми состояниями сообщества. Высокое совпадение между расчетными и наблюдаемыми величинами подтолкнуло к написанию данной статьи.

Материал

Пробная площадь (пп. 17), на которой проводились наши наблюдения над динамикой основных характеристик материнского полога ельника сфагново-черничного

ного (Piceetum myrtilloso-sphagnosum), была заложена сотрудниками Ботанического института РАН под руководством В. Г. Карпова в 1967 г. на территории Центрально-лесного биосферного государственного заповедника, расположенного в Нелидовском р-не Тверской обл. Достаточно подробные описания структуры и продуктивности этого сообщества можно найти в ряде работ (Алексеев и др., 1973а; Карпов и др., 1983; Карпов, Шапошников, 1983; Пугачевский, 1992). Площадь исследуемого участка равна 0.285 га.

Материнский полог сообщества в 1967 г. на 90 % был образован елью европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), на 10 % — березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) с редкой примесью сосны обыкновенной. В пределах исследуемого участка сосна не встречается. К 2002 г. доля ели в верхнем пологе упала до 85 %. Ярус подлеска образован главным образом молодыми генерациями ели, плотность которых колебалась за годы наблюдений от 20 до 70 тыс. экз./га. В меньшей степени развит подрост березы и еще реже в подлеске встречается рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.).

Состав травяно-кустарничкового яруса образован *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. и *Carex globularis* L., реже встречаются *Goodyera repens* (L.) R. Br. и *Luzula pilosa* (L.) Willd. В годы (1988 г.) значительного увлажнения почвы отмечалось присутствие *Eriophorum vaginatum* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 40—55 %. Моховой покров хорошо развит (покрытие 70—80 %) и представлен сфагновыми (покрытие от 60 до 70 %) и зелеными мхами: *Sphagnum girgensohnii* Russ (50—60 %), *S. magellanicum* Brid., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Dicranum scoparium* Hedw. Спорадически встречаются *Brachythecium reflexum* (Starke) B. S. G., *Dicranum polysetum* Sw., *D. fuscescens* Turn., *Polytrichum commune* Hedw., *Sphagnum russowii* Warnst, *S. wulfianum* Girg., *S. centrale* C. Jens. Видовой состав и структура данного сообщества хорошо соответствует ассоциации Piceetum myrtilloso-sphagnosum (Карпов, Шапошников, 1983; Рысин, Савельева, 2002), но несколько отличается пониженным флористическим богатством по сравнению со сфагновыми еловыми сообществами в Кировской обл. (Василевич, 2003).

Взрослыми особями *P. abies* считались экземпляры с диаметром сечения ствола не менее 6 см на уровне 130 см от корневой шейки. Возрастной состав ели характеризуется как относительно-разновозрастный, что позволяло определить динамический статус сообщества как предклимаксовый (Карпов и др., 1983). Средний возраст взрослой части популяции ели в 1980 г. составлял 163 ± 2.3 года (Пугачевский, 1992). К 2002 г. средний возраст древостоя ели равнялся 187 ± 2.9 лет.

Плотностные и морфометрические показатели взрослых особей *P. abies* — число особей N, плотность популяции ели X, диаметр D_i сечения ствола каждой i-й взрослой особи на уровне 130 см от корневой шейки, площадь этого сечения $S_i = (\pi/4)D_i^2$, средняя площадь сечения $\bar{S}$, удельная сумма площадей сечений $P = \bar{S}X$ определялись, как правило, через 4 года. Показатель P обычно называется «суммой площадей сечений» и ее значения приводят в единицах измерения м^2/га. На самом деле сумма площадей сечений равна $N\bar{S}$ и имеет размерность м^2. Показатель P — доля суммы площадей сечений всех деревьев от площади участка — величина безразмерная. Ее «размерность» (м^2/га) заменяет сомножитель 10^{-4}. В дальнейшем морфометрическую характеристику P будем именовать удельной суммой площадей сечений.

В табл. 1 приведена динамика этих показателей. Статистические показатели начиная с 1972 г. получены на основе сохранившихся перечетных ведомостей. Данные за 1967 г. получены из работы Алексеева и соавт. (1973б), за 1969 г. — из рабо-

ТАБЛИЦА 1

Динамика плотности и морфометрических показателей *Picea abies*

Год	N, экз.	X, экз./га	$\bar{D} \pm m_D$, см	$\bar{S} \pm m_S$, см^2	$P \pm m_P$, м^2/га
1967	327	1147	16.4 ± 0.28	232 ± 7.6	26.6 ± 0.9
1969	308	1081	16.8 ± 0.28	241 ± 7.7	26.1 ± 0.8
1972	290	1017	18.1 ± 0.31	280 ± 9.2	28.5 ± 0.9
1976	254	891	19.2 ± 0.35	315 ± 10.8	28.1 ± 1.0
1980	239	839	20.0 ± 0.38	341 ± 12.0	28.6 ± 1.0
1984	231	811	21.0 ± 0.41	375 ± 13.6	30.4 ± 1.1
1988	210	737	21.8 ± 0.43	403 ± 14.8	29.7 ± 1.1
1990	202	709	22.2 ± 0.44	418 ± 15.4	29.6 ± 1.1
1996	172	604	22.9 ± 0.49	445 ± 17.8	26.8 ± 1.1
2002	151	530	23.4 ± 0.53	463 ± 19.9	24.5 ± 1.1
2003	150	526	23.5 ± 0.51	465 ± 20.0	24.5 ± 1.1

ты Алексеева (1973). Плотность древостоя за годы наблюдений упала в 2.5 раза. Средний диаметр стволов взрослых особей повысился и вдвое возросла средняя площадь сечения. Удельная сумма площадей сечений имела наибольшее значение в 1984 г., после чего понизилась до величин, уступающих исходным показаниям в 1967 г.

В работе Алексеева и Рахманова (1973) приведены данные по массе (W) надземных частей 8 модельных экземпляров ели и ее фракций — древесины ствола, коры ствола, ветвей и хвои, а также массе скелетных корней и корней толщиной не менее 3 см. Все модельные экземпляры были взяты из данного сообщества в период с 1967—1970 гг. Диаметры сечения стволов модельных экземпляров лежали в интервале от 10.5 до 25 см и охватывали основные для того периода ступени толщины. Доля массы древесины ствола от массы всех надземных органов составляла 0.759 ± 0.019, доля коры ствола — 0.056 ± 0.02, ветвей — 0.111 ± ± 0.013, хвои — 0.074 ± 0.008. Отношение массы скелетных корней и корней толщиной не менее 3 см к массе надземных частей растений составляло $q = 0.339 \pm \pm 0.021$, ($n = 7$).

В работе Алексеева и Рахманова (1973) приведена квадратичная зависимость массы Q надземных органов ели от диаметра ствола: $Q = 0.655D^2 - 5.746D + 17.9$. Погрешность этой аппроксимации, оцененная по выборке из 8 модельных особей, составляла 3.8 %. Вместе с тем коэффициент корреляции между логарифмом массы Q и логарифмом диаметра ствола на уровне 130 см от корневой шейки D оказался равным $r = 0.999$ ($n = 8$), и в основу оценки массы Q_i надземных органов i-го экземпляра *P. abies* положена аллометрическая зависимость вида (Протопопов, 1975; Карманова, 1976; Усольцев, 1988; Kittredge, 1944):

$$Q_i = L_Q D_i^{\lambda}. \tag{1}$$

Были определены коэффициенты этой аппроксимации для данного сфагново-черничного ельника: $L_Q = e^{-2.530 \pm 0.1585}$ кг, а параметр $\lambda = 2.545 \pm 0.056$ 1/см. Относительная погрешность этой аппроксимации составила 3.4 %. Значения коэффициентов $L_Q = 0.090 \pm 0.003$, $\lambda = 5/2$ лежат в пределах ошибки регрессионных оценок. Относительная погрешность аппроксимации (1) при последних значениях коэффициентов равняется 3.1 % (рис. 1). Поэтому эти значения коэффициентов были приняты для дальнейших оценок.

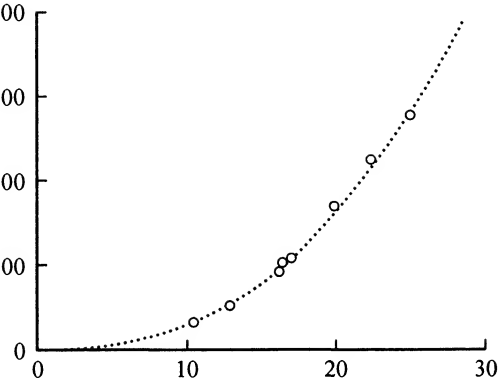


Рис. 1. Калибровочная зависимость массы Q надземных органов от диаметра D сечения ствола.

По оси абсцисс — D, см; по оси ординат — Q, кг. ○ — данные других авторов (Алексеев, Рахманов, 1973).

По данным Алексеева и Рахманова (1973), получена калибровочная зависимость вида (1) массы скелетных корней и корней с диаметром сечения не менее 3 см от диаметра ствола D при $L_c = qL_Q = 0.030 \pm 0.002$, $\lambda = 5/2$ (рис. 2). Погрешность этой аппроксимации составила 11.3 %. Согласно Абражко (1973), в данном сообществе в 1968—1970 гг. биомасса корней елей равнялась 61.0 т/га, биомасса фракции корней с диаметром не менее 3 см равнялась 50.7 т/га и составляла 83 % от всей биомассы корней. Следовательно, масса корней G_i i-го экземпляра оценивалась по формуле (1) с коэффициентами $L_G = L_c/0.83 = 0.037 \pm 0.003$, $\lambda = 5/2$. Масса i-го экземпляра *P. abies* $W_i = Q_i + G_i$ может быть оценена по формуле (1) с коэффициентами $L = L_Q + L_G = 0.127 \pm 0.005$, $\lambda = 5/2$. Таким образом, в качестве калибровочных оценок масс надземных органов Q_i, корней G_i и всего растения W_i были приняты формулы

$$Q_i = L_Q D_i^{5/2}, \quad G_i = L_G D_i^{5/2}, \quad W_i = LD_i^{5/2}, \quad i = \overline{1, N}, \qquad (2)$$

при $L_Q = 0.090 \pm 0.003$, $L_G = 0.037 \pm 0.003$, $L = L_Q + L_G = 0.127 \pm 0.005$ кг/см^2. Далее определялись средние значения масс $\overline{Q}, \overline{G}, \overline{W}$ и биомассы корней $Y_G = X\overline{G}$, надзем-

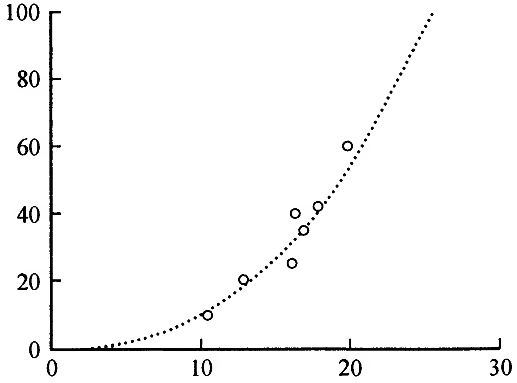


Рис. 2. Калибровочная зависимость массы скелетных корней и корней толщиной не менее 3 см в диаметре от диаметра D сечения ствола.

По оси абсцисс — D, см; по оси ординат — масса скелетных корней и корней толщиной ⩾3 см. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 2

Динамика масс надземных органов Q, корней G и растений W (кг) и их биомассы Y_Q, Y_G, Y (т/га)

Годы	$\overline{Q} \pm m_Q$	$\overline{G} \pm m_G$	$\overline{W} \pm m_W$	Y_Q	Y_G	Y
1967	116 ± 9	48 ± 6	164 ± 13	133 ± 10	55 ± 7	188 ± 15
1969	121 ± 9	50 ± 6	171 ± 14	139 ± 10	57 ± 7	196 ± 16
1972	146 ± 11	60 ± 7	206 ± 16	149 ± 11	61 ± 7	210 ± 17
1976	169 ± 13	70 ± 9	239 ± 19	151 ± 11	62 ± 8	213 ± 17
1980	187 ± 14	77 ± 10	264 ± 22	157 ± 11	64 ± 8	221 ± 18
1984	211 ± 16	87 ± 11	297 ± 25	171 ± 13	70 ± 9	241 ± 20
1988	230 ± 18	94 ± 12	324 ± 27	169 ± 13	70 ± 9	239 ± 20
1990	240 ± 19	99 ± 12	339 ± 29	170 ± 13	70 ± 9	240 ± 20
1996	259 ± 21	107 ± 14	366 ± 32	157 ± 13	64 ± 8	221 ± 19
2002	272 ± 24	112 ± 15	384 ± 36	144 ± 12	60 ± 8	204 ± 19
2003	274 ± 24	113 ± 15	387 ± 36	144 ± 12	59 ± 8	203 ± 19

ных органов $Y_Q = X\overline{Q}$ и биомасса елей $Y = X\overline{W}$. В табл. 2 приведены показатели масс (кг) и биомассы (т/га) *P. abies* в данном сообществе за все сроки наблюдений, которые получены на основе калибровочных формул (2).

Ранее (Алексеев и др., 1973б) масса надземных органов елей в данном сообществе оценивалась калибровочной зависимостью $Q(D)$, представляющей собой квадратичную функцию диаметра. Согласно этим оценкам, средняя масса надземных органов елей в 1967 г. равнялась 114 кг, а биомасса — 133.8 т/га. По оценкам (2), средняя масса надземных органов равняется 116 ± 9 кг, а биомасса — 133 ± 10 т/га, что находится в хорошем соответствии с полученными ранее результатами. В 1967 г. (Абражко, 1973) на основе методов монолитов была получена оценка биомассы корней елей в данном сообществе, которая составила 61 т/га. По калибровочным формулам (2), оценка биомассы корней в 1967 г. равна 55 ± ± 7 т/га, что также хорошо соответствует полученной ранее величине.

Средняя масса взрослых особей *P. abies* монотонно возрастала и к 2002 г. повысилась в 2.5 раза против показаний 1967 г. К 2002 г. она сравнялась со средней массой надземных органов в ельнике чернично-кисличном, которая наблюдалась в 1967—1970 гг. (Алексеев и др., 1973б). В 1984 г. биомасса древостоя ели имела наибольшую величину, при этом биомасса надземных органов равнялась 171 т/га и всего на 15 т/га уступила биомассе надземных органов *P. abies* в ельнике чернично-кисличном за 1967—1970 гг. (Алексеев и др., 1973б). Биомасса корней *P. abies* в ельнике сфагново-черничном к 1984 г. сравнялась с биомассой корней в ельнике чернично-кисличном в 1967—1969 гг. (Абражко, 1973). За годы наблюдений всего 1 особь из молодых генераций ели вошла в состав древостоя, но и она погибла к 1996 г. Тем самым процесс изреживания был главной составляющей динамики плотности древостоя ели.

Модель Раменского кинетики роста

Л. Г. Раменский (1908) в одной из своих ранних работ в развитие идей А. А. Еленкина (1907) предложил математическую модель роста лишайников. Раменский исходил из положения, что скорость роста dW/dt массы лишайника W состоит из скорости ассимиляции и скорости потери массы. Вслед за Бергманом и Лейкартом он предполагал, что скорость ассимиляции пропорциональна общей поверхности U

лишайника, а скорость потери пропорциональна массе. Тем самым он рассматривал уравнение $dW/dt = \varphi U - \rho W$, где φ — коэффициент пропорциональности, характеризующий интенсивность роста, ρ — удельная скорость потери массы отдельной особью. Раменский выделял некоторый характерный размер лишайника и полагал, что площадь поверхности слоевища U пропорциональна квадрату характерного размера, а его масса — третьей степени этого размера. Из этих предположений он получил уравнение, описывающее кинетику характерного размера лишайника.

Предположим, что масса дерева W пропорциональна некоторой степени λ диаметра D сечения ствола на уровне 130 см от корневой шейки: $W = LD^{\lambda}$, а площадь поверхности $U = MD^{\lambda-1}$. Здесь L, M — коэффициенты пропорциональности. Подставляя последние два выражения в уравнение скорости роста массы, получаем уравнение скорости радиального роста:

$$dD/dt = \alpha - \beta D, \qquad (3)$$

где параметры $\alpha = \varphi M/\lambda L$, $\beta = \rho/\lambda$. Отношение α/β — это некоторый предельный радиус, который не зависит от показателя степени λ в зависимости массы от радиуса, но прямо пропорционален отношению M/L неизвестных морфометрических параметров. Параметр α имеет смысл максимальной скорости радиального роста. Параметр β отражает интенсивность торможения радиального роста и, по-видимому, зависит от интенсивности дыхания и опада.

Уравнение (1), которое было получено Раменским для описания роста характерного размера лишайника, чуть позже было независимо получено М. А. Егуновым (1914) для описания роста бактериальных колоний, а затем неоднократно переоткрывалось (Паников, 1991; Medawar, 1945). Дифференцируя по времени правую и левую части уравнения (3), вводя новую переменную $h = (1/2)dD/dt$, получим следующее уравнение $dh/dt = -\beta h$, которое используется в дендрологических исследованиях (Fritts, 1963; Cook et al., 1990).

К идее Раменского о выделении характерного линейного размера, который степенной зависимостью связан с массой особи, и переходе от уравнения динамики массы к уравнению кинетики линейного размера также независимо пришел И. А. Полетаев (1966). Он предполагал пропорциональность между массой и кубом высоты дерева и между площадью поверхности растения и квадратом его высоты. Дополнительно он предположил, что расход энергии на подъем раствора от корней к надземным органам пропорционален произведению массы особи на высоту, и, следовательно, пропорционален четвертой степени высоты. Именно последнее предположение отличает подход Полетаева от модели Раменского, и в правой части уравнения кинетики высоты дерева появляется квадрат высоты дерева. Позже идеи Полетаева были развиты Г. П. Каревым (1983, 1985).

В имитационных моделях (Shugart, 1984) динамики древостоя также используются соображения, аналогичные подходу Раменского. В них максимальная скорость α и скорость торможения радиального роста β зависят от диаметра. Недостаток подхода к моделированию радиального роста в имитационных моделях (Shugart, 1984) — это возникновение особенностей в правой части уравнения. Иными словами, при некоторых конечных диаметрах сечения скорость радиального роста неопределенна.

Модель динамики морфометрических характеристик

Предположим, что популяция *P. abies* дифференцирована по параметрам кинетики радиального роста и отмирания. Иными словами, популяция состоит из m групп особей и все представители этой i-й группы характеризуются одинаковыми параметрами кинетики радиального роста α_i, β_i и удельной скорости отмирания d_i. Обозначим n_i число особей i-й группы, размер древостоя $N = \sum_{i=1}^{m} n_i$. Предположим, что число особей каждой i-й группы удовлетворяет уравнению $dn_i/dt = -d_i$. Здесь мы предполагаем, что размер каждой группы изменяется по экспоненциальному закону с показателем d_i. При этом переход особей из одной группы в другую исключается. Введем $p_i = n_i/N$ — частоту i-й группы в древостое. Тогда динамика частот p_i и размера древостоя N удовлетворяют следующей системе уравнений:

$$dN/dt = -\bar{d}(p)N, \quad dp_i/dt = \left(\bar{d}(p) - d_i\right)p_i, \quad i = \overline{1, m}, \tag{4}$$

где $\bar{d}(p) = \sum_{i=1}^{m} d_i p_i$ — средняя удельная скорость отмирания древостоя.

Обозначим D_{ij} — диаметр сечения ствола у j-й особи i-й группы. Будем предполагать, что диаметр каждой особи удовлетворяет уравнению Раменского кинетики роста:

$$dD_{ij}/dt = \alpha_i - \beta_i D_{ij}, \quad i = \overline{1, m}, \quad j = \overline{1, n_i}. \tag{5}$$

Средний диаметр у деревьев i-й группы равен $D_{i*} = (1/n_i)\sum_{j=1}^{n_i} D_{ij}$. Динамика среднего диаметра i-й группы удовлетворяет следующему уравнению:

$$\frac{dD_{i*}}{dt} = \frac{1}{n_i}\frac{d}{dt}\sum_{j=1}^{n_i} D_{ij} + \sum_{j=1}^{n_i} D_{ij}\frac{d}{dt}\left(\frac{1}{n_i}\right).$$

Производная $dn_i^{-1}/dt = -(1/n_i^2)(N dp_i/dt + p_i dN/dt)$. В силу (4) после простых преобразований имеем: $dn_i^{-1}/dt = d_i/n_i$. Учитывая последнее выражение и уравнение (5), получаем

$$\frac{dD_{i*}}{dt} = \frac{1}{n_i}\sum_{j=1}^{n_i}(\alpha_i - \beta_i D_{ij}) + \frac{d_i}{n_i}\sum_{j=1}^{n_i} D_{ij}.$$

Раскрывая скобки и учитывая выражение для среднего диаметра i-й группы, получаем уравнение для динамики среднего диаметра i-й группы:

$$\frac{dD_{i*}}{dt} = \alpha_i - (\beta_i - d_i)D_{i*}. \tag{6}$$

Средний диаметр всех взрослых елей на пробной площади равен $\overline{D} = (1/N)\sum_{i=1}^{m}\sum_{j=1}^{n_i} D_{ij} = \sum_{i=1}^{m} D_{i*} p_i$. Продифференцируем средний диаметр $\overline{D}$ по времени:

$$\frac{d\overline{D}}{dt} = \sum_{i=1}^{m} D_{i*}\frac{dp_i}{dt} + \sum_{i=1}^{m} p_i \frac{dD_{i*}}{dt}.$$

Учитывая уравнения (4), (6), получаем

$$\frac{d\overline{D}}{dt}=\sum_{i=1}^{m}D_{i*}\left(\overline{d}-d_i\right)p_i+\sum_{i=1}^{m}p_i(\alpha_i-(\beta_i-d_i)D_{i*})=\overline{d}\sum_{i=1}^{m}D_{i*}p_i-\sum_{i=1}^{m}D_{i*}d_ip_i+$$

$$+\sum_{i=1}^{m}\alpha_ip_i-\sum_{i=1}^{m}\beta_iD_{i*}p_i+\sum_{i=1}^{m}D_{i*}d_ip_i=\overline{\alpha}+\overline{d}\cdot\overline{D}-\sum_{i=1}^{m}\beta_iD_{i*}p_i.$$

Первое слагаемое в правой части последнего выражения — среднее значение максимальной скорости радиального роста $\overline{\alpha}=\sum_{i=1}^{m}\alpha_ip_i$. Рассмотрим третье слагаемое в правой части. Согласно определению ковариации, $\mathrm{cov}(\beta,D)=$ $=\sum_{i=1}^{m}(\overline{\beta}-\beta_i)(\overline{D}-D_{i*})p_i=\sum_{i=1}^{m}\beta_iD_{i*}p_i-\overline{\beta}\cdot\overline{D}$, где $\overline{\beta}=\sum_{i=1}^{m}\beta_ip_i$. Следовательно, $\sum_{i=1}^{m}\beta_iD_{i*}p_i=\overline{\beta}\cdot\overline{D}+\mathrm{cov}(\beta,D)$. Подставляя эту формулу в правую часть последнего уравнения, имеем

$$\frac{d\overline{D}}{dt}=\overline{\alpha}-\left(\overline{\beta}-\overline{d}\right)\overline{D}-\mathrm{cov}(\beta,D). \qquad (7)$$

Динамика среднего диаметра $\overline{D}$ зависит не только от средних значений параметров кинетики роста $\overline{\alpha}$, $\overline{\beta}$ и удельной скорости отмирания $\overline{d}$, но также от ковариации $\mathrm{cov}(\beta,D)$ между интенсивностью скорости торможения и текущим диаметром сечения ствола.

Предположим, что площадь сечения ствола S_{ij} j-го экземпляра в i-й группе вычисляется по формуле $S_{ij}=(\pi/4)D_{ij}^2$. Средняя площадь сечения в i-й группе равна $S_{i*}=(1/n_i)\sum_{j=1}^{n_i}S_{ij}=(\pi/4n_i)\sum_{j=1}^{n_i}D_{ij}^2$. Производная по времени средней площади сечения особей i-й группы в силу уравнения (5) равна следующему выражению:

$$\frac{dS_{i*}}{dt}=\frac{\pi}{4n_i}\sum_{j=1}^{n_i}2D_{ij}\frac{dD_{ij}}{dt}+\frac{\pi d_i}{4n_i}\sum_{j=1}^{n_i}2D_{ij}=\frac{\pi}{4n_i}\sum_{j=1}^{n_i}2D_{ij}(\alpha_i-\beta_iD_{ij})+d_iS_{i*}=$$

$$=\frac{\pi}{2}\alpha_iD_{i*}-2\beta_i\frac{\pi}{4n_i}\sum_{j=1}^{n_i}D_{ij}^2+d_iS_{i*}=\frac{\pi}{2}\alpha_iD_{i*}-2\beta_iS_{i*}+d_iS_{i*}. \qquad (8)$$

Рассмотрим среднюю площадь сечения ствола для всего древостоя $\overline{S}=(1/N)\sum_{i}^{m}\sum_{j=1}^{n_i}S_{ij}=\sum_{i=1}^{m}S_{i*}p_i$. В силу уравнений (4), (8) производная по времени средней площади сечения удовлетворяет следующему выражению:

$$\frac{d\overline{S}}{dt}=\sum_{i=1}^{m}p_i\frac{dS_{i*}}{dt}+\sum_{i=1}^{m}S_{i*}\frac{dp_i}{dt}=\sum_{i=1}^{m}p_i\left(\frac{\pi}{2}\alpha_iD_{i*}-2\beta_iS_{i*}+d_iS_{i*}\right)+$$

$$+\sum_{i=1}^{m}S_{i*}\left(\overline{d}-d_i\right)p_i=\frac{\pi}{2}\sum_{i=1}^{m}\alpha_iD_{i*}p_i-2\sum_{i=1}^{m}\beta_iS_{i*}p_i+\overline{d}\cdot\overline{S}. \qquad (9)$$

Выделим ковариации между максимальной скоростью радиального роста и текущим диаметром $\mathrm{cov}\,(\alpha,D)$, а также ковариацию между интенсивностью скорости торможения радиального роста и текущей площадью сечения $\mathrm{cov}\,(\beta,S)$. Тогда

$\sum_{i=1}^{m} \alpha_i D_{i* p_i} = \bar{\alpha} \cdot \bar{D} + \operatorname{cov}(\alpha, D)$, $\sum_{i=1}^{m} \beta_i S_{i*} p_i = \bar{\beta} \cdot \bar{S} + \operatorname{cov}(\beta, S)$. Учитывая это в выражении (9), получаем следующее уравнение:

$$\frac{d\bar{S}}{dt} = \frac{\pi}{2}\Big(\bar{\alpha} \cdot \bar{D} + \operatorname{cov}(\alpha, D)\Big) - 2\Big(\bar{\beta} \cdot \bar{S} + \operatorname{cov}(\beta, S)\Big) + \bar{d} \cdot \bar{S}. \tag{10}$$

В уравнениях (7) и (10) мы имеем величины ковариаций между параметрами радиального роста α, β и морфометрическими показателями D и S. Эти ковариации, согласно определению, выражаются через коэффициенты корреляции $r(\alpha, D)$, $r(\beta, D)$, $r(\beta, S)$ между соответствующими характеристиками и их стандартными отклонениями σ_α, σ_β, σ_D, σ_S: $\operatorname{cov}(\beta, D) = r(\beta, D)\sigma_\beta\sigma_D$, $\operatorname{cov}(\beta, S) = r(\beta, S)\sigma_\beta\sigma_S$ и $\operatorname{cov}(\alpha, D) = r(\alpha, D)\sigma_\alpha\sigma_D$. Будем предполагать, что эти стандартные отклонения пропорциональны $\sqrt{N}$ и соответствующим средним значениям:

$$\sigma_\alpha = k_\alpha\bar{\alpha}\sqrt{N}, \quad \sigma_\beta = k_\beta\bar{\beta}\sqrt{N}, \quad \sigma_D = k_D\bar{D}\sqrt{N}, \quad \sigma_S = k_S\bar{S}\sqrt{N}. \tag{11}$$

Учитывая в уравнениях (7) и (10) последнее предположение, принимая во внимание уравнение для динамики плотности древостоя, после несложных преобразований получаем следующую систему уравнений:

$$dN/dt = -\bar{d}N, \quad dp_i/dt = \left(\bar{d} - d_i\right)p_i, \quad i = \overline{1, m}, \tag{12}$$

$$d\bar{D}/dt = \bar{\alpha} - b\bar{D}, \tag{13}$$

$$d\bar{S}/dt = A\bar{D} - R\bar{S}. \tag{14}$$

Здесь

$$b = f\bar{\beta} - \bar{d}, \quad A = (\pi/2)\bar{\alpha}f_1, \quad R = 2f_2\bar{\beta} - \bar{d}, \tag{15}$$

где

$$\begin{gathered} f = 1 + r(\beta, D)k_\beta k_D N, \quad f_1 = 1 + r(\alpha, D)k_\alpha k_D N, \\ f_2 = 1 + r(\beta, S)k_\beta k_S N. \end{gathered} \tag{16}$$

В уравнениях (12)—(14) средняя удельная скорость отмирания $\bar{d} = \sum_{i=1}^{m} d_i p_i$ и параметры кинетики роста $\bar{\alpha} = \sum_{i=1}^{m} \alpha_i p_i$, $\bar{\beta} = \sum_{i=1}^{m} \beta_i p_i$ являются функциями состава древостоя $p = (p_1, p_2, \ldots p_m)$. В силу уравнения (4) они удовлетворяют уравнениям

$$\frac{d\bar{\alpha}}{dt} = -\operatorname{cov}(\alpha, d), \quad \frac{d\bar{\beta}}{dt} = -\operatorname{cov}(\beta, d), \quad \frac{d\bar{d}}{dt} = -\sigma_d^2, \tag{17}$$

где $\operatorname{cov}(\alpha, d) = \sum_{i=1}^{m} (\bar{\alpha} - \alpha_i)(\bar{d} - d_i)p_i$, $\operatorname{cov}(\beta, d) = \sum_{i=1}^{m} (\bar{\beta} - \beta_i)(\bar{d} - d_i)p_i$, $\sigma_d^2 = \sum_{i=1}^{m} (\bar{d} - d_i)^2 p_i$. Если все особи, входящие в состав верхнего полога сообщества, не отличаются по параметрам смертности, иными словами, верно равенство $d_1 = d_2 = \ldots d_m = d$, тогда $\sigma_d^2 = 0$. Но кроме этого, $\operatorname{cov}(\alpha, d) = 0$, $\operatorname{cov}(\beta, d) = 0$. Следовательно, средние значения максимальной скорости и интенсивности торможения радиального роста не изменяются во времени.

Коэффициенты f, f_1, f_2 являются функциями численности N. В формулах (16) численность N заменим средней величиной на всем временном интервале наблюдений $T : \overline{N} = (1/T)\int_0^T N(t)\,dt$. Тогда, предполагая неизменность коэффициентов корреляции $r(\alpha, D)$, $r(\beta, D)$, $r(\beta, S)$, коэффициенты b, A, B в уравнениях (13), (14) также будут постоянными величинами.

Если в начальный момент времени плотность древостоя равна $X(0) = X_0$, средний диаметр $\overline{D}(0) = D_0$, а средняя площадь сечения $\overline{S}(t) = S_0$, то система уравнений (12)—(14) при условии постоянства коэффициентов имеет следующее общее решение:

$$X(t) = X_0 e^{-dt}, \tag{18}$$

$$\overline{D}(t) = D_m - (D_m - D_0)e^{-bt}, \tag{19}$$

$$\overline{S}(t) = S_m + Ce^{-Rt} - Ve^{-bt}, \tag{20}$$

где $D_m = \overline{\alpha}/b$, $S_m = AD_m/R$, $V = A(D_m - D_0)/(R - b)$, $C = S_0 + V - S_m$. По формулам (18), (20) легко вычисляем удельную сумму площадей сечений:

$$P(t) = \overline{S}(t)X(t). \tag{21}$$

Аллометрические оценки биомассы

Для вычисления средней массы растений и их биомассы в сообществе преобразуем формулу (2) к следующему виду: $W_i = LD_i^2\sqrt{D_i} = (4/\pi)\alpha S_i\sqrt{D_i}$. Разложим $\sqrt{D_i}$ в степенной ряд Тейлора в окрестности среднего значения $\overline{D}$ и примем во внимание только линейную часть приращения:

$$\sqrt{D_i} \simeq \sqrt{\overline{D}} + (D_i - \overline{D})/2\sqrt{\overline{D}}.$$

Тогда

$$(1/N)\sum_{i=1}^{N} S_i\sqrt{D_i} \simeq \overline{S}\sqrt{\overline{D}} + \operatorname{cov}(S, D)/2\sqrt{\overline{D}}. \tag{22}$$

Ковариация $\operatorname{cov}(S, D) = r(S, D)\sigma_S\sigma_D$, где $r(S, D)$ — коэффициент корреляции между площадью сечения и диаметром. Из формул (11) следует, что $\operatorname{cov}(S, D)2\sqrt{\overline{D}} = (1/2)r(S, D)k_S k_D N\overline{S}\sqrt{\overline{D}}$. Подставляя последнее выражение в формулу (22), имеем: $(1/N)\sum_{i=1}^{N} S_i\sqrt{D_i} = (1 + (1/2)r(S, D)k_S k_D N)\overline{S}\sqrt{\overline{D}}$. Следовательно, средняя масса растения $\overline{W} = (1/N)\sum_{i=1}^{N} W_i$ приближенно равна

$$\overline{W}(t) \simeq K\overline{S}(t)\sqrt{\overline{D}(t)}, \tag{23}$$

где $K = (4/\pi)f_3L$, $f_3 = 1 + (1/2)r(S, D)k_Sk_DN$. Зная величину средней массы особей $\overline{W}$, вычисляем биомассу $Y(t) = \overline{W}(t)X(t)$:

$$Y(t) \simeq KP(t)\sqrt{\overline{D}(t)}. \tag{24}$$

Учитывая формулы (2), вычисляем средние массы надземных органов $\overline{Q}(t)$ и корней $\overline{G}(t)$:

$$\overline{Q}(t) \simeq K_Q\overline{S}(t)\sqrt{\overline{D}(t)}, \quad \overline{G}(t) \simeq K_G\overline{S}(t)\sqrt{\overline{D}(t)}, \tag{25}$$

где $K_Q = (4/\pi)f_3L_Q$, $K_G = (4/\pi)f_3L_G$. Аналогично получаем формулы для вычисления биомасс корней $Y_G(t)$ и надземных органов $Y_Q(t)$:

$$Y_Q(t) \simeq K_QP(t)\sqrt{\overline{D}(t)}, \quad Y_G(t) \simeq K_GP(t)\sqrt{\overline{D}(t)}. \tag{26}$$

Коэффициенты L_Q и L_G указаны в формулах (2).

Оценка параметров

Удельную скорость отмирания взрослых особей *P. abies* оценим по формуле $d = -(1/\Delta t)\ln[N(t+\Delta t)/N(t)]$. В столбце 2 табл. 3 представлены оценки параметра d для различных интервалов времени на основе данных 2 столбца табл. 1. Средняя величина удельной скорости отмирания $\overline{d} = 0.022 \pm 0.003$ 1/год. Согласно уравнению (17), среднее значение удельной скорости отмирания не возрастает в процессе сукцессии. Если элиминация особей избирательна по выделенным группам и тем самым $\sigma_d^2 > 0$, тогда среднее значение $\overline{d}$ монотонно убывает. В нашем случае мы не наблюдаем монотонного убывания удельной скорости отмирания. Следовательно, флуктуации параметра d мы вправе отнести на влияние случайных и неучтенных факторов. Полагаем долю дисперсии параметра d, обусловленную дифференцированностью особей по удельной скорости отмирания, равной нулю, т. е. $\sigma_d^2 = 0$. Следовательно, в уравнениях (17) $\mathrm{cov}(\alpha, d) = \mathrm{cov}(\beta, d) = 0$. Тем самым удельную скорость отмирания, максимальную скорость и интенсивность торможения радиального роста считаем постоянными величинами. И в дальнейших расчетах мы можем пользоваться формулами (18)—(20).

Обратимся к оценке параметров кинетики радиального роста $\overline{\alpha}$ и $\overline{\beta}$ в уравнении (5). Непосредственно оценивать из представленных в табл. 1 данных параметр $\overline{\beta}$ не удобно. Но можно оценить параметр $b = f\overline{\beta} - d$. Тогда, зная величины d, b и f, легко вычислить параметр $\overline{\beta} = (b + d)/f$. Для каждого интервала времени, представленного в столбце 1 табл. 3, вычислим величины $\Delta\overline{D}/\Delta t$ и занесем эти ве-

ТАБЛИЦА 3

Оценки удельной скорости смертности d и параметров кинетики радиального роста параметров

Δt, год	d, 1/год	D, см	$\Delta D/\Delta t$, см/год	b, 1/год
1	2	3	4	5
1972—1967	0.0240	16.4	0.340	0.0381
1976—1972	0.0331	18.1	0.275	0.0365
1980—1976	0.0152	19.2	0.200	0.0303
1984—1980	0.0085	20.0	0.250	0.0440
1988—1984	0.0238	21.0	0.200	0.0418
1990—1988	0.0194	21.8	0.200	0.0477
1996—1990	0.0268	22.2	0.117	0.0321
2002—1996	0.0217	22.9	0.083	0.0274

личины в столбец 4 табл. 3. Согласно уравнению кинетики радиального роста, эти величины линейно зависят от среднего диаметра сечения $\overline{D}$, которые представлены в столбце 3 табл. 3. Проводя линейную регрессию скорости радиального роста $\Delta\overline{D}/\Delta t$ по $\overline{D}$, получим $\Delta\overline{D}/\Delta t = A_0 - B_0 D$, где $A_0 = 0.9023 \pm 0.1198$, $B_0 = 0.0344 \pm \pm 0.0059$. В качестве оценки отношения $D_m = \overline{\alpha}/b$ примем отношение A_0/B_0. Имеем $D_m = 0.902/0.0344 = 26.2$ см. Здесь параметр D_m имеет смысл максимального среднего диаметра сечения стволов елей, возможного в данном сообществе.

Для оценки параметра b обратимся к решению (19) уравнения (13). Тогда на основе показаний диаметров $\overline{D}(t_1)$, $\overline{D}(t_2)$ на интервале $(t_1; t_2)$ параметр b можно оценить по формуле

$$b = \frac{1}{t_2 - t_1} \ln \frac{D_m - \overline{D}(t_1)}{D_m - \overline{D}(t_2)}.$$

В столбце 5 табл. 3 представлены значения параметра b, вычисленные по этой формуле при $D_m = 26.2$ для различных интервалов времени. Среднее значение этого параметра равно $\overline{b} \simeq 0.0372 \pm 0.0027$ 1/год ($n = 9$). Следовательно, $\overline{\alpha} = \overline{b} \cdot D_m \simeq \simeq 0.97 \pm 0.07$ см/год, и в данном сообществе максимально возможная ширина годичного ($T = 1$ год) кольца ели в среднем равна $\overline{\alpha}\,T/2 \simeq 0.48 \pm 0.04$ см. Величина $\overline{\beta} f = \overline{b} + d \simeq 0.037 + 0.022 \pm 0.003 = 0.059 \pm 0.003$. Стандартная ошибка величины $\overline{\beta} f$ равна $f m_\beta = m_b \simeq 0.003$. Следовательно, по формуле (11)

$$k_\beta = \frac{\sigma_\beta}{\overline{\beta}\sqrt{N}} = \frac{m_\beta}{\overline{\beta}} = \frac{f m_\beta}{f\overline{\beta}} = \frac{m_b}{\overline{b} + d} \approx \frac{0.003}{0.059} \simeq 5 \cdot 10^{-2}.$$

Для оценки параметра $k_D = \sigma_D/(\overline{D}\sqrt{N}) = m_D/\overline{D}$ воспользуемся исходными данными. Например, для 1972 г. отношение стандартной ошибки $m_D = 0.31$ к среднему значению 18.1 равнялось $k_D \simeq 1.7 \cdot 10^{-2}$. В качестве оценки параметра k_D примем среднее частных стандартных ошибок к соответствующим средним значениям за все годы наблюдений. Получаем $k_D \simeq 1.9 \cdot 10^{-2}$. Аналогично поступим для оценки параметра k_S, но уже с показаниями средней площади сечений $\overline{S}$. Имеем $k_S \simeq 3.6 \cdot 10^{-2}$.

Несколько хуже оказалось с оценками дисперсии максимальной скорости радиального роста α. Согласно модели, нас интересует компонента дисперсии параметра α, обусловленная индивидуальной изменчивостью *P. abies*. Вместе с тем статистическая ошибка, равная 0.07, которая была получена при построении регрессии $D(t)$ по e^{bt}, сильно зависит не только от дисперсии средних диаметров сечений, но и от разброса показаний времени t. Поэтому оценка дисперсии максимальной скорости радиального роста сильно завышена по сравнению с компонентой дисперсии, обусловленной индивидуальной изменчивостью. Предположим существование связи между дисперсией максимальной скорости радиального роста и дисперсией диаметров елей. Более того, предположим равенство между частным от деления стандартных отклонений $\sigma_\alpha : \sigma_D$ и отношением средних $\overline{\alpha} : \overline{D}$. Отсюда следует, что $k_\alpha = k_D \simeq 2 \cdot 10^{-2}$.

Среднее число взрослых елей в пределах исследуемого участка за 36-летний период наблюдений равнялось $\overline{N} = (1/36)327\int_0^{36} e^{-0.022t}\,dt \simeq 2 \cdot 10^2$. Для вычисления коэффициентов f, f_1, f_2 требуется знать коэффициенты корреляции между параметрами α, β и переменными D и S. Эти коэффициенты нам неизвестны. Однако можно предположить, что диаметр ствола положительно скоррелирован с максимально возможным радиальным ростом α и тем меньше, чем выше значения параметра β торможения радиального роста. Следовательно, $r(\alpha, D) > 0$, $r(\beta, D) < 0$. Аналогично полагаем, что площадь сечения ствола также потенциально меньше при высоких значениях параметра торможения радиального роста: $r(\beta, S) < 0$. Будем считать, что по абсолютной величине эти коэффициенты корреляции близки к единице. Тем самым, мы полагаем, что значения $r(\alpha, D) = 1$, $r(\beta, D) = r(\beta, S) = -1$. Принимая эти предположения о величине коэффициентов корреляции, по формулам (16) вычисляем значения коэффициентов $f = 1 - 5 \cdot 2 \cdot 2 \cdot 10^{-2} = 0.8$, $f_1 = 1 + 2 \cdot 2 \cdot 2 \cdot 10^{-2} = 1.08$, $f_2 = 5 \cdot 3.6 \cdot 2 \cdot 10^{-2} = 0.64$.

Среднее значение интенсивности торможения радиального роста равно $\overline{\beta} = (b + d)/f \simeq 0.074 \pm 0.004$ 1/год. Коэффициенты уравнения (13) кинетики средней площади сечения равны следующим величинам $A = \pi f_1 \overline{\alpha}/2 = \pi f_1 D_m b/2 = \pi \cdot 1.08 \times 26.2 \cdot 0.037/2 \simeq 1.644$ см/год, $R = 2f_2\overline{\beta} - d = 2(f_2/f)(b + d) - d = 2(0.64/0.80) \times (0.037 - 0.022) - 0.022 \simeq 0.0724$ 1/год. Константа S_m в формуле (15) равна $S_m = 1.644 \cdot 26.2/0.0724 = 595$ см^2.

Для оценки коэффициента f_3 в формулах (23) и (24) требуется знать коэффициент корреляции $r(S, D)$ между средней площадью сечения и диаметром. Этот коэффициент корреляции оценивали из исходных данных. Он сохранял свое значение на протяжении всех сроков наблюдений и равнялся $r(S, D) = 0.986$. Следовательно, в формуле (23) $f_3 = 1 + 0.986 \cdot 3.6 \cdot 2 \cdot 10^{-2} \simeq 1.07$. Согласно оценкам (2), $L_Q = 0.090$, $L_G = 0.037$, $L = 0.127$ кг/см^2. Следовательно, коэффициенты пропорциональности K, K_Q, K_G в формулах (23)—(26) равны следующим величинам: $K = (4/\pi)f_3L = (4/\pi) \cdot 1.07 \cdot 0.127 \simeq 0.17$ кг/см^2, $K_Q \simeq 0.12$, $K_G \simeq 0.05$ кг/см^2.

Сравнение расчетов с наблюдениями

Начало отсчета $t = 0$ для расчетов по формулам (18)—(26) отнесем к 1972 г. В качестве начальных условий примем значения общего числа особей взрослых елей, плотности древостоя, морфометрических показателей и удельной суммы площадей сечений, которые были отмечены в 1972 г.: $N_0 = 290$, $X_0 = 1017$ экз./га, $D_0 = 18.1$ см, $S_0 = 280$ см^2. Соответственно удельная сумма площадей сечений равнялась $P_0 = 28.5$ м^2/га. Коэффициенты в формулах (18)—(20) равны следующим величинам $d = 0.022$ 1/год, $D_m = 26.2$, $D_m - D_0 = 8.1$ см, $b = 0.037$ 1/год, $R = 0.072$ 1/год, $S_m = 595$ см^2, $V = A(D_m - D_0)/(R - b) = 1.644(26.2 - 18.1)/(0.072 - 0.037) \simeq 380$ см^2, $C = 280 + 380 - 595 = 65$ см^2. Таким образом,

$$X(t) = 1017e^{-0.022t}, \qquad D(t) = 26.2 - 8.1e^{-0.037t},$$

$$S(t) = 595 + 65e^{-0.072t} - 380e^{-0.037t}, \qquad P(t) = S(t)X(t).$$

В столбцах с четными номерами табл. 4 представлены результаты расчета по последним формулам плотности древостоя и морфометрических характеристик. Для удобства теоретические значения помечены индексом «th». В столбцах табл. 4 с нечетными номерами для сравнения приведены наблюденные значения. Относительное отклонение δ теоретического значения $y_{\text{th}}(t)$ от эмпирической величины $y(t)$ вычислялось по формуле $|(y_{\text{th}}(t) - y(t))/y(t)| \cdot 100$ %. Среднее относительное отклонение расчетных величин среднего диаметра сечения составляет всего 0.6 %,

ТАБЛИЦА 4

Сравнение расчетных и наблюдаемых морфометрических показателей

Год	X_{th}, экз./га	X, экз./га	D_{th}, см	$\overline{D}$, см	S_{th}, см^2	$\overline{S}$, см^2	P_{th}, м^2/га	P, м^2/га
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1967	1136	1147	16.5	16.4	231	230	26.2	26.6
1969	1087	1083	17.1	16.8	251	241	27.3	26.1
1972	1017	1017	18.1	18.1	280	280	28.5	28.5
1976	932	891	19.2	19.2	316	315	29.4	28.1
1980	853	839	20.2	20.0	349	341	29.8	28.6
1984	781	811	21.0	21.0	379	375	29.6	30.4
1988	716	737	21.7	21.8	405	403	29.0	29.7
1990	685	709	22.0	22.2	418	418	28.6	29.6
1996	600	604	22.9	22.9	450	445	27.0	26.8
2002	526	530	23.5	23.4	477	463	25.1	24.5
2003	515	526	23.6	23.5	481	465	24.8	24.5

расчетный размер взрослой части популяции имеет среднюю погрешность 2.1 %. Теоретические значения средней площади сечения отклоняются от наблюденных величин в среднем на 1.7 %. Удельная сумма площадей сечений P_{th} в среднем отклоняется от наблюденных величин всего на 2.8 %.

Расчет средней массы и биомассы растений производили по формулам (23), (24) при коэффициенте пропорциональности $K = (4/\pi)f_3L = 0.17$ кг/см^2 = 1.7 т/м^2.

$$W(t) = 0.17S(t)\sqrt{D(t)}, \quad Y(t) = 1.7P(t)\sqrt{D(t)}.$$

Напомним, что коэффициент $L = 0.127$ взят из формулы (2). По аналогичным формулам (25), (26) производился расчет средней массы и биомассы корней и надземных органов при коэффициентах пропорциональности $K_Q = 0.12$ кг/см^2, $K_G = 0.05$ кг/см^2. В четных столбцах табл. 5 приведены расчеты массы и биомассы. В столбцах с нечетными номерами указаны наблюденные величины масс и биомассы ели, полученные по калибровочным формулам (2). Средняя погрешность расчета средней массы растения равна 2.0, биомассы — 3.0 %.

ТАБЛИЦА 5

Расчетные и калибровочные оценки массы и биомассы

Год	Q^{th}, кг	$\overline{Q}$, кг	G^{th}, кг	$\overline{G}$, кг	W^{th}, кг	$\overline{W}$, кг	Y_q^{th}, т/га	Y_Q, т/га	Y_G^{th}, т/га	Y_G, т/га	Y_{th}, т/га	Y, т/га
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1967	112	116	47	48	159	164	128	133	53	55	181	188
1969	125	121	52	50	177	171	136	139	56	57	192	196
1972	143	146	60	60	203	206	145	149	61	61	206	210
1976	166	169	69	70	235	239	155	151	64	62	219	213
1980	188	187	78	77	266	264	160	157	67	64	227	221
1984	208	211	87	87	295	297	163	171	68	70	231	241
1988	227	230	94	94	321	324	162	169	68	70	230	239
1990	235	240	98	99	333	339	161	170	67	70	228	240
1996	258	259	108	107	366	366	155	157	65	64	220	221
2002	278	272	116	112	394	384	146	144	61	60	207	204
2003	281	274	117	113	398	387	144	144	60	59	205	203

Все величины масс и биомасс отклонялись от наблюденных значений не более чем на величину ошибки калибровочных оценок. Отклонения теоретических значений почти всех морфометрических характеристик также не превышали величину статистических ошибок средних соответствующих значений. Но отклонение теоретических значений удельной суммы площадей сечений от наблюденных значений в 1969, 1976 и 1980 гг. немного превысило статистическую ошибку. По-видимому, можно пренебречь этими отклонениями. Все морфометрические характеристики, показатели массы и биомассы растений укладываются в доверительные интервалы соответствующих средних значений.

Прогноз до 2050 г.

Сделаем прогноз динамики плотности и морфометрических характеристик *P. abies* в ельнике сфагново-черничном. Для этого продолжим вычисления по формулам (18)—(26) морфометрических характеристик и средней массы и биомассы елей (табл. 6). Плотность популяции будет убывать и к 2030 г. достигнет величины 300 экз./га, к 2050 г. размер популяции понизится до 52 экземпляров (рис. 3). Средний диаметр сечения ствола будет возрастать, приближаясь к отметке 26 см (рис. 4). Средняя площадь сечения ствола, постоянно возрастая, уже к 2014 г. превысит отметку 500 см^2 (рис. 5). Сумма площадей сечений (рис. 6) имела наибольшие значения в середине 1980-х годов. Но в настоящее время наметилась четкая тенденция к ее монотонному понижению. Вместе с тем будет наблюдаться активный рост средней массы елей, которая к 2050 г. приблизится к 500 кг (рис. 7). Но процессы роста не смогут компенсировать потери при монотонном понижении плотности древостоя. Это приведет к постоянному уменьшению удельной суммы площадей сечений, которая к 2050 г. понизится до 10.5 м^2/га (рис. 5) и понижению биомассы елей ниже отметки 100 т/га (рис. 8).

Падение плотности материнского полога повышает шансы молодых генераций на вхождение в состав верхнего полога сообщества. Как только молодой подрост начнет формировать состав верхнего полога сообщества, параметр *d* будет отражать не только процессы отмирания взрослых елей, но и удельную скорость перехода молодых особей в состав материнского полога. Этот процесс перехода сначала понизит параметр *d*, а затем, по-видимому, мы должны будем оценивать относительную скорость роста плотности древостоя $F = d \ln N/dt$ не постоянной величиной, а более сложной зависимостью. Когда участие подроста в формировании верхнего полога сообщества станет заметным, средний диаметр и площадь се-

ТАБЛИЦА 6

Прогноз динамики плотности и морфометрических показателей *Picea abies*

Год	*N*, экз.	*X*, экз./га	*D*, см	*S*, см^2	*P*, м^2/га	*Q*, кг	*W*, кг	*Y*, т/га
2002	151	530	23.4	463	24.5	269	381	202
2006	138	485	23.8	481	23.3	282	399	194
2010	127	444	24.1	497	22.1	293	415	184
2014	116	407	24.4	510	20.8	303	429	174
2020	102	357	24.8	527	18.8	315	446	159
2030	82	286	25.2	548	15.7	330	468	134
2040	65	230	25.5	563	12.9	341	483	111
2050	53	184	25.7	573	10.6	349	494	91

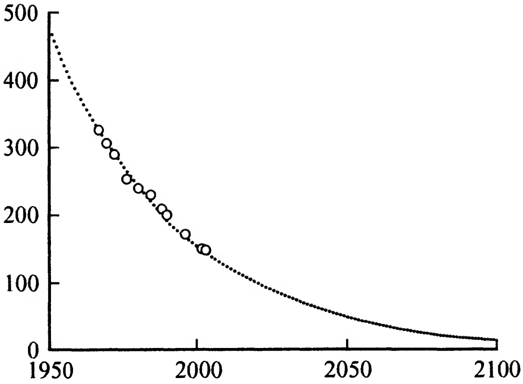


Рис. 3. Динамика размера древостоя $N(t)$.

По оси абсцисс — время t, год; по оси ординат — число особей на пробной площади N, см. о — наблюдения.

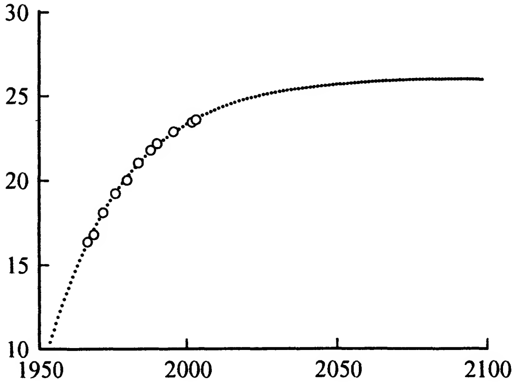


Рис. 4. Динамика среднего диаметра сечения ствола $\overline{D}$.

По оси абсцисс — время t, год; по оси ординат — $\overline{D}$, см. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

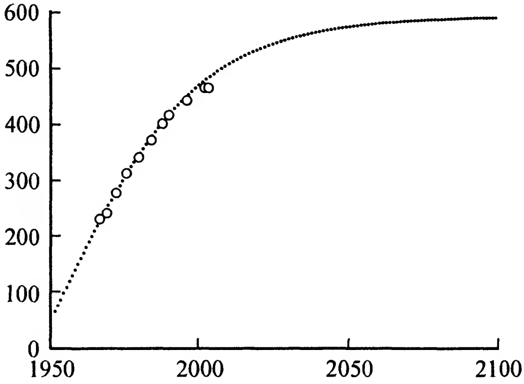


Рис. 5. Динамика средней площади сечения ствола $\overline{S}$.

По оси абсцисс — время t, год; по оси ординат — $\overline{S}$, см^2. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

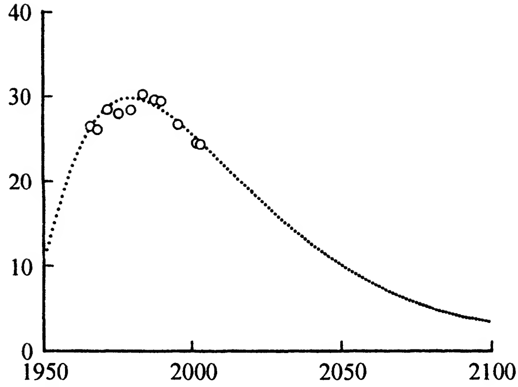


Рис. 6. Динамика удельной суммы площадей сечений ствола *P*.

По оси абсцисс — время *t*, год; по оси ординат — *P*, м^2/га. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

чения понизятся. Но увеличение плотности древостоя в конце концов приведет к увеличению суммы площадей сечения и увеличению биомассы елей верхнего полога. При высокой плотности древостоя, по-видимому, превосходящей 1200 экз./га, следует ожидать замедление перехода молодых особей в состав верхнего полога.

Мы вправе поставить вопрос, при какой плотности материнского полога ели можно ожидать проникновения в состав верхнего яруса представителей молодых генераций. Некоторую оценку могут дать эксперименты Карпова с сотр. (Абражко и др., 1983). В этих экспериментах, которые проводились в этом сообществе с 1972 по 1983 гг., были изолированы корневые системы модельных деревьев верхнего полога от корневых систем соседних деревьев. Начиная с 1984 г. было прекращено поддержание исходных экспериментальных воздействий. Но к 1998 г. влияние изоляции корневых систем модельных деревьев еще сказывалось. Известны площади участков, в пределах которых выявлялось влияние отдельно стоящих модельных деревьев. Модельные экземпляры принадлежали, как правило, III классу Крафта. Минимальная площадь равнялась 34 м^2. Один экземпляр ели на 34 м^2 соответствует плотности древостоя в 294 экз./га. В пределах этих участков с влиянием только одного крупного экземпляра ели наблюдалось значимое повышение плотности подроста ели. В одном из вариантов опыта при плотности в 200 экз./га в 1998 г. за-

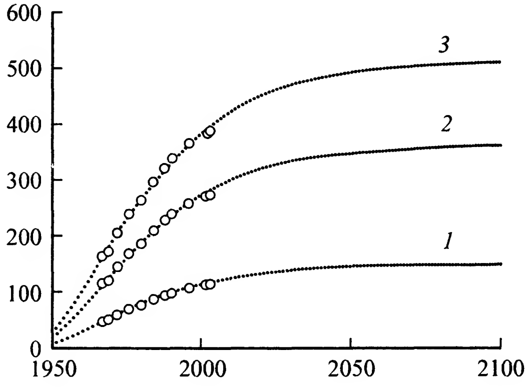


Рис. 7. Динамика средней массы надземных органов, корней и средней массы *P. abies*.

1 — средняя масса корней $\overline{G}$, *2* — средняя масса надземных органов $\overline{Q}$, *3* — средняя масса елей $\overline{W}$. По оси абсцисс — время *t*, год; по оси ординат — масса, кг. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

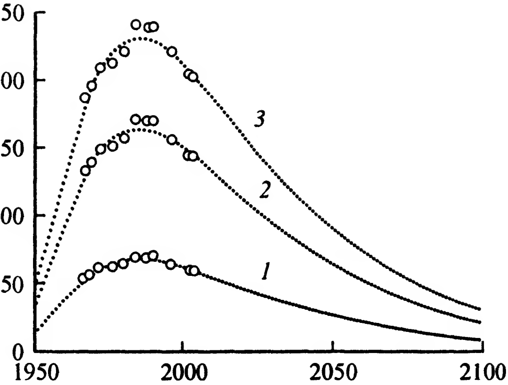


Рис. 8. Динамика биомассы надземных органов, корней и древостоя *P. abies*.

1 — биомасса корней Y_G; *2* — биомасса надземных органов Y_Q; *3* — биомасса елей *Y*. По оси абсцисс — время *t*, год; по оси ординат — биомасса, т/га. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

фиксировано повышение диаметра молодой особи до 6.7 см. Вероятно, понижение плотности древостоя ели до 300 экз./га создает благоприятные возможности для развития молодых генераций. В 1998 г. были измерены диаметры этих модельных деревьев. По формуле (2) получены оценки массы этих деревьев и соответственно биомассы елей в пределах этих контуров. Самая высокая биомасса равнялась 90.1 т/га. На контрольных участках плотность подроста равнялась 20.0 тыс. экз./га при биомассе древостоя ели в 215 т/га. Плотность молодых генераций ели на участках с изоляцией корней колебалась от 25.0 до 62.5 тыс. экз./га и была обратно пропорциональна биомассе оконтуренных елей верхнего полога (рис. 9). При биомассе елей в 80—90 т/га плотность молодых генераций приближалась к контрольным величинам. Поэтому при плотности древостоя выше 300 экз./га или биомассе, превосходящей 100 т/га, в данном сообществе преждевременно ожидать переход молодых генераций ели в верхний полог.

Отметку в 300 экз./га плотность древостоя, согласно расчетам, должна пройти к 2030 г. Тем самым ранее 2025 г. преждевременно ждать перехода в состав верхнего полога крупных особей из молодых генераций. К 2050 г., когда плотность древо-

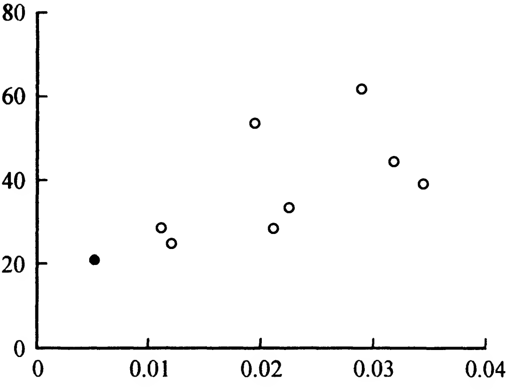


Рис. 9. Зависимость плотности подроста от биомассы *Y* (т/га) елей верхнего полога.

По оси абсцисс — $1/Y$, по оси ординат — плотность подроста *P. abies*, тыс. экз./га. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

стоя почти втрое упадет против современных величин до 183 экз./га, а биомасса — до 80 т/га, можно ожидать влияния подроста на формирование состава верхнего полога древостоя. Максимальный возраст молодых генераций ели, который наблюдался в этом сообществе, превышал 116-летнюю отметку (Карпов и др., 1983; Пугачевский, 1992). Поэтому современные экземпляры подроста имеют шансы образовывать состав верхнего полога сообщества к середине столетия.

Обсуждение

Самое большое впечатление, которое оставляет предложенная модель динамики морфометрических характеристик, — резерфордовский уровень расхождений теоретических значений от наблюдаемых величин. Самую большую погрешность в 3 % имели расчетные величины биомассы *P. abies*. Проанализируем, за счет чего удалось добиться столь высокой точности расчетов, которую крайне редко удается получить в биологии. Во-первых, в основу расчетов положена модель (3) радиального роста, которая по существу является моделью Раменского (1908). Как правило, удовлетворяются динамикой среднего диаметра древостоя (Корзухин, 1986) или динамикой средней высоты деревьев (Карев, 1985). Известна надежда на оценку удельной суммы площадей сечений по формуле $P = (\pi/4)X(\overline{D})^2$(Корзухин, 1986). Однако вера в справедливость последней формулы исчезает благодаря формуле дисперсии σ_D^2 диаметра сечения D: $\sigma_D^2 = (1/N)\sum_{i=1}^{N} D_i^2 - (\overline{D})^2$. Следовательно, если площадь сечения одного дерева можно приблизить к формуле площади круга, то $\overline{S} = (\pi/4)((\overline{D})^2 + \sigma_D^2)$. Поэтому удельная сумма площадей сечений $P = X\overline{S}$ превосходит ошибочную оценку на величину $(\pi/4)X\sigma_D^2$. Аналогично в вычислениях средней массы особи $\overline{W}$ и биомассы $Y = X\overline{W}$ нельзя в аллометрических степенных зависимостях (1) массу i-го дерева W_i и выбранный линейный размер D_i заменять средними величинами $\overline{W}$ и $\overline{D}$. Поэтому были получены оценки (23)—(26). Предположение о справедливости аллометрических зависимостей вида (1) приводило к хорошему соответствию между наблюдениями в одновозрастных насаждениях и теоретическими величинами среднего диаметра (Корзухин, 1986) или высоты деревьев (Полетаев, 1966; Карев, 1983, 1985). Но в этих работах отсутствуют расчеты вторых моментов выбранного линейного характерного размера особи и, следовательно, не приводится сравнения наблюдений с расчетными значениями суммы площадей сечений или биомассы древостоя.

Для описания динамики суммы площадей сечений требуется знать не только динамику плотности древостоя, но и средней площади сечения одной особи, и ошибочно полагаться на динамику исключительно среднего диаметра. Казалось бы, для динамики среднего диаметра сечения стволов можно написать уравнение роста, в котором зависимая переменная — средний диаметр, а параметры Раменского α и β были бы взяты из уравнения (3). Но на динамике средних величин обязательно сказывается динамика плотности популяции (Карев, 1985). Влияние динамики плотности на динамику среднего диаметра было учтено сразу. Но не сразу был принят факт изменчивости параметров Раменского кинетики роста. Исходно предполагалось, что они одинаковы для всех особей. Полагая $\sigma_\alpha^2 = \sigma_\beta^2 = 0$, получаем уравнения (12)—(14) при коэффициентах $f = f_1 = f_2 = 1$. В этом случае динамику среднего диаметра и плотности древостоя удается рассчитать с приемлемой погрешностью в 1 и 2 %. Но отклонение теоретических значений среднего диаметра и удельной суммы площади сечений упорно превышали более чем на 10 % наблюдаемые величины. В этом можно убедиться самостоятельно, пересчитав коэффициенты A и R по формулам (15) и подставив эти значения в формулу (20) для расчета средней площади сечения ствола. Столь неприятное расхождение между теорией и наблюдениями быстро навело на мысль о влиянии изменчивости параметров кинетики роста. Именно это и было сделано в уравнении (5), когда мы предположили, что каждая особь из i-й группы имеет параметры α_i, β_i кинетики роста. После того как были получены уравнения (12)—(14) требовалось оценить ковариации параметров кинетики роста с диаметром и площадью сечения ствола. Пренебрегая этими ковариациями, не удавалось добиться приемлемого согласия теории и наблюдений. Необходимость учета изменчивости особей и ковариаций морфометрических характеристик для успешного расчета динамики популяционных характеристик повышает актуальность ковариационного анализа изменчивости морфометрических показателей (Ростова, 2002) и обращает дополнительное внимание на «индивидуально-ориентированный» подход к моделированию динамики древесных растений (Галицкий, 1999, 2000).

В изложенной процедуре оценки параметров модели было сделано одно крайне существенное предположение о равенстве отношений стандартных отклонений $\sigma_\alpha/\sigma_D = \overline{\alpha}/\overline{D}$. Именно это предположение привело к окончательному успеху в поиске высокого соответствия между теоретическими и наблюдаемыми значениями. Но это предположение нуждается в дополнительной проверке. Помощь в этом могут принести дендрологические методы. Обычно высказывается скепсис в отношении применимости дендрологических исследований для описания популяционной динамики (Norton, Ogden, 1990). Но для оценки индивидуальных характеристик роста, их средних значений и дисперсии могут помочь именно дендрологические методы (Ваганов, Шашкин, 2000). Максимальные скорости радиального роста особей α_i и интенсивности β_i скорости торможения (замедлений) роста — постоянные величины, и не предполагается их зависимость от температуры, осадков, концентрации CO_2 в воздухе и минеральных веществ в почве. Это не отвергает гипотезы о влиянии этих факторов на процессы роста, но вместе с тем наводит на размышления. Известны работы по поиску зависимости радиального роста деревьев от среднегодовой температуры и осадков (Ваганов и др., 1996). Для данного сообщества была отвергнута идея прямого воздействия температуры воздуха на продуктивность *P. abies* (Гортинский, 1970) и был сделан вывод о лимитировании роста ели европейской элементами минерального питания на фоне оптимальных условий увлажнения. Дальнейшие эксперименты (Абражко и др., 1983) подтвердили идею о лимитировании роста ели в этом сообществе элементами минерального питания.

На динамику средних значений морфометрических показателей сильно влияют популяционные процессы, выражающиеся в динамике плотности древостоя. И, по-видимому, главным источником для повышения точности модели — понижение уровня погрешности расчетов плотности древостоя. Именно популяционные процессы в нашем случае дают ограничения на применение модели (12)—(14). Экспоненциальный закон изменения числа особей верхнего полога сообщества не может быть справедлив на длительном временном интервале. Но, по-видимому, с того момента, когда верхний полог сформирован и его представители угнетающе воздействуют на молодые генерации, не давая им проникнуть в состав материнского полога, и до того момента, когда плотность верхнего полога понизится и создадутся условия для проникновения молодых генераций в состав верхнего яруса, справедливо действие экспоненциального закона понижения плотности древостоя. Тем самым на этом временном интервале можно применять модель (12)—(14). Интервал времени, в течение которого молодые генерации ели не переходят в верхний полог сообщества, может составлять 50—100 лет. Предложенная модель может применяться для прогноза биомассы и основных таксационных характеристик одновозрастных насаждений и субклимаксовых еловых сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В. И., Карпов В. Г., Трескин П. П. Анализ конкуренции между деревьями // Факторы регуляции экосистем южной тайги / Ред. В. Г. Карпов. Л., 1983. С. 128—167.

Абражко М. А. Закономерности распределения и фракционный состав надземной биомассы // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1973. С. 109—117.

Алексеев В. А. Вертикальное распределение и сравнительная оценка фотосинтезирующей массы хвои // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1973. С. 162—170.

Алексеев В. А., Карпов В. Г., Старостина К. Ф., Зверева Т. А. Структура и некоторые свойства биогеоценозов на экспериментальных площадях // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1973а. С. 40—63.

Алексеев В. А., Рахманов Ю. Н. О некоторых коррелятивных зависимостях биомассы деревьев // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1973. С. 99—102.

Алексеев В. А., Старостина К. Ф., Ющенкова Л. Н. Закономерности распределения и фракционный состав надземной биомассы // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1973б. С. 102—108.

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск, 1996. 245 с.

Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000. 232 с.

Василевич В. И. Еловые леса Кировской области // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 7. С. 1—11.

Галицкий В. В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. I. Модель растения // Изв. АН. Сер. биологическая, 1999. № 5. С. 539—546.

Галицкий В. В. Моделирование сообщества растений: индивидуально-ориентированный подход. I. Модель сообщества // Изв. АН. Сер. биологическая, 2000. № 2. С. 178—185.

Гортинский Г. Б. К познанию процесса дифференциации деревьев в еловых древостоях южной тайги // Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги / Отв. ред. В. Г. Карпов. Л., 1970. С. 43—55.

Егунов М. А. Законы роста микробных колоний и размножений // Петроград, 1914. 25 с.

Еленкин А. А. Орто- и плагиотропный рост с био-механической точки зрения у лишайников и некоторых других низших споровых // Бот. журн. Импер. СПб. Общ. Естествоисп. 1907. Т. 2. № 2. С. 19—61.

Карев Г. П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 4. С. 474—479.

Карев Г. П. Об одном подходе к моделированию роста древостоев // Математическая биофизика. Красноярск, 1985. С. 161—167.

Карманова И. В. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М., 1976. 223 с.

Карпов В. Г., Пугачевский А. В., Трескин П. П. Возрастная структура популяции и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем южной тайги / Ред. В. Г. Карпов. Л., 1983. С. 35—62.

Карпов В. Г., Шапошников Е. С. Еловые леса территории // Факторы регуляции экосистем южной тайги / Ред. В. Г. Карпов. Л., 1983. С. 7—34.

Корзухин М. Д. К эколого-физиологической модели лесной динамики // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1986. Т. 9. С. 259—276.

Паников Н. С. Кинетика роста микроорганизмов. М., 1991. 320 с.

Полетаев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах // Проблемы кибернетики / Ред. А. А. Ляпунов. Вып. 16, 1966. С. 171—190.

Протопопов В. В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, 1975. 327 с.

Пугачевский А. В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск, 1992. 204 с.

Раменский Л. Г. О возможности количественного применения закона Бергмана-Лейкарта // Русский бот. журн. 1908. Т. 2. № 5—6. С. 203—213.

Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость // Труд С.-Петерб. об-ва естествоиспытателей: Сер. 1. Т. 94. СПб., 2002. 308 с.

Рысин Л. П., *Савельева Л. И.* Еловые леса России. М., 2002. 335 с.

Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск, 1988. 254 с.

Cook E. R., *Briffa K. R.*, *Shiyatov S. G.*, *Mazepa V. S.* Tree-ring standartization and growth-trend estimation // Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences / Ed. by E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dodrdrecht, Boston, London, 1990. P. 104—123.

Fritts H. C. Computer programs for free-ring reseatch // Tree-ring Bulletin, 1963. Vol. 25. N 3—4. P. 2—7.

Kittredge J. Estimation of amount of foliage of trees and stands // J. Forestry. 1944. Vol. 42. N 11.

Medawar P. B. Size, shape, and age // Essays on growth and form / Ed. by W. E. L. G. Clark, P. B. Medawar. Oxford, 1945. P. 157—187.

Norton D. A., *Ogden J.* Problems with the use of tree rings in the study of forest population dynamics // Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences / Ed. by E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dodrdrecht, Boston, London, 1990. P. 284—288.

Shugart H. H. A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. N. Y., Berlin, Heidelberg, Tokyo, 1984. 278 p.

SUMMARY

Data are given on the dynamics of morphometric characteristics and biomass of common spruce (*Picea abies*) in bilberry-sphagnum spruce forest (Piceetum sphagnoso-myrtillosum) in 1967—2003. A mathematical model was suggested to describe the dynamics of (1) density of the mature part of the spruce population, (2) the average diameter of stem cross-section, (3) the average area of stem cross-section, (4) sum of cross-section areas, (5) the average masses of epigeal organs and roots, and (6) biomass of tree stand. The model is based on Ramensky's equation of growth kinetics (1908). A high agreement is obtained between theoretical and observed values. A forecast up to 2050 is made.

УДК 581.9 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© В. Н. Егорова

ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И СПЕКТРОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ФЛОРЫ ПОЙМЫ РЕКИ ОКИ В ХОДЕ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ

V. N. EGOROVA. DYNAMICS OF SPECIES COMPOSITION AND SPECTRUM STRUCTURE OF LIFE FORMS OF THE OKA RIVER FLOOD-PLAIN FLORA IN THE COURSE OF NATURAL AND ANTHROPOGENIC SUCCESSIONS

Московский педагогический государственный университет
119992 Москва, ул. Малая Пироговская, 1
Тел. (095) 245-03-10
Поступила 25.12.2002
Окончательный вариант получен 22.01.2004

Проведен анализ динамики видового состава и спектров жизненных форм (ЖФ) флоры пойменной экосистемы р. Оки в пределах Дединовского расширения. Показано соотношение влияния различных природных и антропогенных факторов на динамику видового состава и спектров ЖФ. Рассмотрены различия в темпах и характере динамики видового состава и спектров ЖФ флоры в ходе естественных и антропогенных сукцессий в период с 1907—1910 по 1997—2000 гг.

Ключевые слова: пойма, растительность, флора, жизненные формы, структура, спектр, динамика, естественные сукцессии, антропогенные сукцессии.

Системные исследования растительности позволяют не только установить качественные и количественные параметры, характеризующие функционирование растительных сообществ и их динамику, но и обосновать факторы и механизмы этих процессов. По мнению В. И. Василевича (1993), изучение механизмов сукцессий травянистых сообществ находится еще в самом начале, и центр тяжести исследований переместился с изучения смен растительных сообществ на изучение смен видов.

С 1965 г. по настоящее время мы проводим системные исследования растительности поймы р. Оки (Дединовское расширение, с. Дединово, Московская обл.), которые включают изучение биоразнообразия и структуры сообществ, испытывающих различный антропогенный пресс. В настоящей статье дан анализ динамики видового состава и спектра ЖФ флоры пойменной экосистемы в ходе естественных и антропогенных сукцессий в 1907—1910—1997—2000 гг.

Материал и методика

Объектом исследования была пойменная экосистема в пределах Дединовского расширения р. Оки, которая является одной из наиболее обширных по площади (до 22 тыс. га) среди пойменных экосистем Северной и Центральной России. Она характеризуется хорошо выраженными структурными элементами, присущими пойменным местообитаниям, таким как прирусловый вал, прирусловая, переходная от прирусловой к центральной, центральная (верхний, нижний, средний уровни) и притеррасная части поймы. Природные условия Дединовского расширения поймы р. Оки, где проводятся исследования, описаны А. Ф. Флеровым (1907; 1908а, б; 1910), Р. А. Еленевским (1924, 1936), Т. И. Серебряковой (1953, 1956), Т. А. Работновым (1973), нами (Егорова, 1972, 1973, 1981, и др.; Егорова и др., 1982, 2001; Егорова, Курченко, 1987).

В наших исследованиях флористический состав растительности пойменной экосистемы устанавливали методом геоботанических описаний (Уранов, 1935, 1961, 1964). В опытных условиях при длительном (15—35 лет) изучении влияния антропогенных факторов на биоразнообразие и структуру сообществ геоботанические описания проводили на постоянных площадках размером 50 и 100 м^2 с интервалом 3—5 лет. В пределах пойменной экосистемы в 1965—2000 гг. из антропогенных факторов были изучены внесение умеренных (№ 30—60 (РК) 30—60), повышенных (№ 80—90 (РК) 60—90) и высоких (№ 120—180—240 (РК) 60—90—120) доз минеральных удобрений и их отсутствие при сенокосном и пастбищном использовании растительности. В 1997—2000 гг. были проведены маршрутные геоботанические описания растительности пойменного ландшафта при всех способах хозяйственного использования; при составлении флористического списка было проанализировано около 700 геоботанических описаний.

Обилие видов и соотношение компонентов в растительных сообществах определяли по проективному покрытию и биомассе видов. Подробнее методика описана в наших статьях (Егорова, 1981, 1993, 1998, 2000 и др.). В этих же статьях дано описание современного состояния и комплекса воздействующих экзогенных факторов на растительность пойменной экосистемы. Отчасти эти вопросы будут освещены ниже при анализе материала.

За основу при выделении ЖФ видов флоры поймы были приняты наиболее широко используемые в нашей стране системы ЖФ (Серебряков, 1952, 1962, 1964; Серебрякова, 1971, 1972, 1981). Мы также учли уточнения и дополнения к системе ЖФ (Алексеев и др., 1992), сделанные при анализе биоморфологической характеристики видов растительного покрова окрестностей г. Пущина (Московская обл.). В пойменных местообитаниях, формирование и функционирование которых в ненарушенном состоянии в значительной степени обусловлено поемностью и аллювиальностью, была установлена некоторая специфика в онтогенетическом развитии и структуре особей у отдельных видов (*Festuca rubra* L., *Poa pratensis* L., *Poa trivialis* L., и др.), в связи с чем были уточнены их ЖФ (Егорова, 1990, 1996, 2000, и др.).

Результаты и обсуждение

В первой половине XX в. растительность пойменного ландшафта р. Оки в пределах Дединовского расширения испытывала относительно слабый антропогенный пресс. Хозяйственное использование включало двухкратное сенокошение, пастьбу животных (преимущественно в прирусловой части поймы), периодическое внесение небольших (№ 30—60 РК 30) доз минеральных и органических удобрений.

Анализ видового состава и спектров ЖФ флоры пойменной экосистемы за этот период показал, что структура растительности была достаточно стабильной. По материалам Флерова (1907, 1908а, б, 1910), в начале века флора пойменного ландшафта включала 165 видов, которые характеризовались 22 ЖФ (см. таблицу). Число видов отдельных ЖФ колебалось от 42 до 1. Во флоре ведущее положение занимали ЖФ: стержнекорневая (42 вида), длиннокорневищная (33), кистекорневая (16), однолетники и двулетники (14), корнеотпрысковая (13), рыхлокустовая (12), стержнекорневая-корнеотпрысковая (10). Число видов остальных ЖФ колебалось от 1 до 7 (рис. 1). Относительная доля видов всех ведущих ЖФ в структуре спектра составляла 78.2 %. Преимущественное положение в структуре спектра занимали ЖФ — стержнекорневая (25 %), длиннокорневищная (19.6 %), кистекорневая (9.4 %), однолетники и двулетники (8.3 %). Доля других ЖФ колебалась от 0.6 до 6.0 % (рис. 2).

В середине двадцатого столетия (1940—1960 гг.), по данным Серебряковой (1953, 1956), Работнова (1958, 1973) и нашим материалам, флора пойменного ландшафта включала 208 видов, которые характеризовались 23 ЖФ (см. таблицу). В этот период в состав ведущих входили те же ЖФ, которые были зафиксированы в 1907—1910 гг. Достаточно стабильным оставался и видовой состав ЖФ (см. таблицу, рис. 1). Колебания числа видов отдельных ЖФ между двумя анализируемыми периодами составляли от 2 до 5 видов. Довольно существенное различие по числу видов (12) за этот период было зафиксировано только у кистекорневых растений (рис. 1). В 1940—1960 гг. преимущественное положение в структуре флоры, так же как и в начале XX в., занимали виды следующих ЖФ — стержнекорневой (21.0 %), кистекорневой (13.1 %), длиннокорневищной (16.4 %), однолетники и двулетники (8.9 %). Доля других ЖФ в структуре спектра колебалась от 0.5 до 3.7 % (рис. 2).

Таким образом, сравнительный анализ динамики числа видов и спектров ЖФ показывает, что в течение первой половины XX в. структура флоры пойменного ландшафта по этим параметрам оставалась достаточно стабильной. Зафиксированные колебания числа видов у отдельных ЖФ и их доли в структуре спектров можно считать естественными и характерными для местообитаний, экотопические условия и фитоценотическая обстановка которых в значительной степени определяются поемностью и аллювиальностью. В этот период, как мы указывали выше, растительность пойменной экосистемы испытывала небольшой антропогенный пресс, и функционирование пойменных ценозов в пределах всего ландшафта определя-

Динамика видового состава жизненных форм флоры пойменной экосистемы р. Оки в 1907—1910—1997—2000 гг. в ходе естественных и антропогенных сукцессий

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
Стержнекорневые	*Amoria repens* (L.) C. Presl. (*Trifolium repens* L.)	+	+	+	+	+
	*Angelica archangelica** L. (*Archangelica officinalis* Hoffm.)	+	+	—	—	—
	A. sylvestris L.	—	+	—	—	—
	Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	+	—	—	—	—
	Aristolochia clematitis L.	—	+	—	—	—
	Artemisia absinthium L.	+	+	—	—	—
	A. abrotanum L. (*A. procera* Willd.)	—	+	—	—	—
	A. campestris L.	+	+	—	—	—
	A. scoparia Waldst. et Kit.	+	—	—	—	—
	A. vulgaris L.	+	+	+	+	—
	Astragalus cicer L.	+	+	—	—	—
	Carum carvi L.	+	+	+	+	+
	Cenolophium denudatum (Hornem.) Tutin (*C. fischeri* (Spreng.) Koch)	—	+	—	—	—
	Cerastium arvense L.	—	+	+	+	+
	Chaerophyllum bulbosum L.	+	—	—	—	—
	C. prescottii DC.	+	+	+	+	—
	Coccyganthe flos-cuculi (L.) Fourr. (*Coronaria flos-cuculi* (L.) R. Br.)	—	+	—	—	—
	Delphinium cuneatum Stev. ex DC.	—	+	—	—	—
	Dianthus deltoides L.	+	+	—	—	—
	D. fischeri Spreng.	+	+	+	+	+
	D. pratensis Bieb.	+	—	—	—	—
	Euphorbia esula L.	+	+	—	—	—
	E. virgata Waldst. et Kit.	+	+	—	—	—
	E. semivillosa Prokh.	—	+	—	—	—
	Eryngium planum L.	+	+	+	—	—
	Heracleum sibiricum L.	+	+	+	+	+
	Knautia arvensis (L.) Coult.	+	+	+	—	—
	Leonurus quinquelobatus Gilib.	—	—	+	—	—
	Medicago falcata L.	+	+	+	+	+
	M. sativa L.	+	+	—	—	—
	Oberna behen (L.) Ikonn. (*Silene latifolia* (Mill.) Britt. et Rendle)	+	+	+	+	+
	Oberna commutata (Guss.) (*Silene cucubalus* Wib.)	—	+	—	—	—
	Pimpinella saxifraga L.	+	+	+	+	+
	Plantago lanceolata L.	+	+	—	—	—
	Polygala amarella Crantz	—	+	—	—	—
	P. vulgaris L.	+	—	—	—	—
	Potentilla argentea L.	+	+	+	—	—
	Prunella vulgaris L.	—	+	—	—	—
	Rorippa anceps (Wahlenb.) Reichenb.	—	+	—	—	—
	R. austriaca (Crantz) Bess.	+	—	—	—	—
	Rumex crispus L.	+	+	+	+	+
	R. thyrsiflorus Fingerh.	+	+	—	—	—
	Saponaria officinalis L.	+	—	—	—	—

Продолжение таблицы

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907–1910	1940–1960	1997–2000		
				1	2	3
	Scabiosa ochroleuca L.	+	—	—	—	—
	Selinum carvifolia (L.) L.	+	+	—	—	—
	Senecio jacobaea L.	+	+	+	+	—
	Seseli libanotis (L.) Koch (*Libanotis intermedia* Rupr.)	+	+	+	+	—
	Seseli libanotis (*L. montana* Crantz)	+	—	—	—	—
	Seseli libanotis (*L. sibirica* (L.) C. A. Mey.)	+	—	—	—	—
	Silene tatarica (L.) Pers.	+	—	—	—	—
	Sium latifolium L.	—	+	—	—	—
	Steris viscaria (L.) Rafin. (*Viscaria viscosa* (Scop.) Aschers.)	—	+	—	—	—
	Steris viscaria (*Viscaria vulgaris* Bernh.)	+	—	—	—	—
	Tanacetum vulgare L.	—	+	+	—	—
	Tragopogon orientalis L.	+	+	+	—	—
	T. pratensis L.	+	+	+	+	—
	Trifolium pratense L.	+	+	+	+	+
	Turritis glabra L.	+	+	—	—	—
	Viola canina L.	+	+	—	—	—
Кистекорневые	*Alchemilla xanthochlora* Rothm. (*Alchemilla vulgaris* L.)	—	+	—	—	—
	Alisma plantago-aquatica L.	—	+	—	—	—
	Caltha palustris L.	+	+	—	—	—
	Centaurea biebersteinii DC.	+	+	—	—	—
	C. jacea L.	+	+	+	+	+
	Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	+	+	+	+	+
	Galium pseudorivale Tzvel. (*Asperula aparine* Bieb.)	+	+	—	—	—
	Gentiana pneumonanthe L.	—	+	—	—	—
	Geranium pratense L.	+	+	+	+	+
	Geum rivale L.	—	+	—	—	—
	Hieracium umbellatum L.	—	+	—	—	—
	Iris sibirica L.	+	+	—	—	—
	Leontodon autumnalis L.	+	+	+	+	+
	L. hispidus L.	+	—	—	—	—
	Leucanthemum vulgare Lam.	—	+	—	—	—
	Myosotis palustris (L.) L.	—	+	—	—	—
	Omalotheca sylvatica (L.) Sch. Bip. et F. Schultz (*Gnaphalium sylvaticum* L.)	—	+	—	—	—
	Plantago major L.	—	+	+	+	—
	Ptarmica cartilaginea (Ledeb. ex Reichenb.) Ledeb.	—	+	—	—	—
	P. vulgaris Hill	+	—	—	—	—
	Ranunculus acris L.	+	+	—	—	—
	R. auricomus L.	+	+	+	+	+
	R. polyanthemos L.	+	+	+	+	+
	Sanguisorba officinalis L.	+	+	+	+	—
	Solidago virgaurea L.	+	+	—	—	—
	Stachys officinalis (L.) Trevis. (*Betonica officinalis* L.)	—	+	—	—	—

Продолжение таблицы

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
Кистекорневые	*Succisa pratensis* Moench	—	+	—	—	—
	Thalictrum lucidum L. (*T. angustifolium* Jaeg.)	—	+	+	+	+
	Trollius europaeus L.	—	+	—	—	—
	Valeriana officinalis L.	+	+	+	—	—
	Veratrum lobelianum Bernh.	—	+	+	+	—
Короткокорневищные	*Rumex confertus* Willd.	+	+	+	+	+
	Scrophularia nodosa L.	—	+	—	—	—
Плотнокустовые	*Carex cespitosa* L.	—	+	—	—	—
	Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv.	+	+	+	+	+
	Festuca rupicola Heuff. (*Festuca sulcata* (Hack.) Nym. p. p. и *F. valesiaca* Gaudin)	+	—	—	—	—
	Juncus effusus L.	—	+	—	—	—
	J. inflexus L.	—	—	+	—	—
	Molinia caerulea (L.) Moench	—	—	+	—	—
Рыхлокустовые	*Agrostis gigantea* Roth	+	+	+	+	+
	A. tenuis Sibth. (*A. vulgaris* With.)	+	+	—	—	—
	Anthoxanthum odoratum L.	+	+	—	—	—
	Alopecurus geniculatus L.	—	+	—	—	—
	A. pratensis L.	+	+	+	+	+
	Beckmannia eruciformis (L.) Host	+	+	+	—	—
	Briza media L.	—	+	—	—	—
	Carex acuta L. (*C. gracilis* Curt.)	+	+	—	—	—
	Carex contigua Hoppe	—	+	—	—	—
	C. lachenalii Schkuhr (*C. leporina* L.)	—	+	—	—	—
	C. pallescens L.	—	+	—	—	—
	Dactylis glomerata L.	+	+	+	+	+
	Festuca arundinacea Schreb. (*Festuca elatior* L.)	+	—	—	—	—
	Festuca pratensis Huds.	+	+	+	+	+
	Eleocharis palustris (L.) R. Br.	+	—	+	—	—
	Luzula campestris (L.) DC.	—	+	+	—	—
	Phleum pratense L.	+	+	+	+	+
	Poa palustris L.	+	+	+	+	+
Длиннокорневищные	*Achillea millefolium* L.	+	+	+	+	+
	Aegopodium podagraria L.	+	—	—	—	—
	Bromopsis inermis (Leyss.) Holub. (*Bromus inermis* Leyss.)	+	+	+	+	+
	Calamagrostis epigeios (L.) Roth	+	+	+	+	—
	Carex praecox Schreb.	+	+	+	+	+
	Cerastium holosteoides Fries (*Cerastium caespitosum* Gilib.)	+	+	—	—	—
	C. holosteoides Fries	—	+	+	+	+
	Elytrigia repens (L.) Nevski (*Agropyron repens* (L.) P. Beauv.)	+	+	+	+	+
	Elytrigia repens (L.) Nevski (*Triticum repens* L.)	+	—	—	—	—
	Equisetum arvense L.	+	+	+	+	+
	E. pratense Ehrh.	+	+	—	—	—

Продолжение таблицы

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
	E. sylvaticum L.	+	+	—	—	—
	Galium boreale L.	+	—	—	—	—
	G. mollugo L.	+	+	—	—	—
	G. palustre L.	+	+	—	—	—
	G. rubioides L.	+	+	+	+	+
	G. uliginosum L.	+	—	—	—	—
	G. verum L.	+	+	+	+	+
	Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb.	—	+	—	—	—
	Hierochloë odorata (L.) Beauv.	—	+	—	—	—
	Hypericum maculatum Crantz	—	+	—	—	—
	Lathyrus pratensis L.	+	+	+	+	+
	Lysimachia vulgaris L.	+	+	—	—	—
	Lythrum salicaria L.	—	+	—	—	—
	Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	+	—	—	—	—
	Mentha arvensis L.	+	+	—	—	—
	M. austriaca Jacq.	—	+	—	—	—
	Petasites spurius (Retz.) Reichenb.	+	—	—	—	—
	Phragmites australis Trin. ex Steud. (*P. communis* Trin.)	+	+	+	+	+
	Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	+	—	—	—	—
	Ranunculus repens L.	+	+	+	+	+
	Scirpus sylvaticus L.	+	+	—	—	—
	Scutellaria galericulata L.	+	+	—	—	—
	Stachys palustris L.	—	+	—	—	—
	Stellaria graminea L.	+	+	+	+	+
	S. palustris Retz.	—	+	—	—	—
	Thalictrum flavum L.	—	+	—	—	—
	T. minus L.	+	+	+	+	—
	T. simplex L.	+	+	+	+	—
	Trifolium medium L.	—	+	—	—	—
	Urtica dioica L.	+	—	—	—	—
	Veronica chamaedrys L.	—	+	—	—	—
	V. longifolia L.	+	+	+	+	+
	V. spuria L.	+	—	—	—	—
	Vicia cracca L.	+	+	+	+	+
	V. sepium L.	+	+	+	+	+
Длиннокорневищно-плотнокустовые	*Festuca rubra* L.	+	+	+	+	+
	Poa pratensis L.	+	+	+	+	+
Длиннокорневищно-рыхлокустовые	*Agrostis stolonizans* Bess.	—	+	+	—	+
	Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert (*Digraphis arundinacea* (L.) Trin.)	+	+	+	+	+
	Poa trivialis L.	+	+	+	+	+
Длиннокорневищно-корнеотпрысковые	*Campanula rotundifolia* L.	—	+	—	—	—
Корнеотпрысковые	*Bunias orientalis* L.	+	+	+	+	+
	Campanula bononiensis L.	—	+	—	—	—
	C. cervicaria L.	+	+	+	+	+
	C. patula L.	+	—	—	—	—

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
Корнеотпрысковые	*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.	—	+	+	+	+
	Cirsium arvense (L.) Scop.	+	+	+	+	+
	C. setosum (Willd.) Bess.	+	+	—	—	—
	Convolvulus arvensis L.	+	+	—	—	—
	Hypericum perforatum L.	+	+	—	—	—
	Inula britannica L.	—	+	—	—	—
	Linaria vulgaris L.	+	+	—	—	—
	Rumex acetosella L.	+	—	—	—	—
	Sonchus arvensis L.	—	+	—	—	—
Стержнекорневые-корнеотпрысковые	*Achillea nobilis* L.	+	—	—	—	—
	Amoria montana (L.) Soják (*Trifolium montanum* L.)	—	+	—	—	—
	Campanula glomerata L.	+	+	+	+	+
	Centaurea scabiosa L.	+	+	+	+	—
	Cichorium intybus L.	+	—	—	—	—
	Echinops sphaerocephalus L.	+	+	+	—	—
	Eryngium planum L.	+	+	+	—	—
	Lotus corniculatus L.	+	—	—	—	—
	Melandrium album (Mill.) Garcke	+	+	+	—	—
	Plantago media L.	—	+	+	—	—
	Symphytum officinale L.	+	+	+	+	+
	Taraxacum officinale Wigg.	+	+	+	+	+
	Viola rupestris F. W. Schmidt.	—	+	—	—	—
Стержнекорневые-кистекорневые	*Rumex aquaticus* L.	+	—	—	—	—
Стержнекорневые-короткокорневищные	*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.	+	+	—	—	—
Кистекорневые-корнеотпрысковые	*Epilobium roseum* Schreb.	—	+	—	—	—
	Rumex acetosa L.	+	+	+	+	+
Клубнеобразующие	*Ficaria verna* Huds.	+	+	—	—	—
	Phlomis tuberosa L.	+	+	—	—	—
Луковичные	*Allium angulosum* L.	—	+	—	—	—
	A. oleraceum L.	—	+	—	—	—
	A. rotundum L.	+	+	—	—	—
	A. schoenoprasum L.	+	+	—	—	—
Ползучие	*Amoria repens* (L.) C. Presl. (*Trifolium repens* L.)	+	+	+	+	+
	Cardamine pratensis L.	+	—	—	—	—
	Glechoma hederacea L.	+	+	+	+	+
	Lycopodium clavatum L.	+	—	—	—	—
	Lysimachia nummularia L.	+	+	+	+	+
	Prunella vulgaris L.	+	—	—	—	—
Подземно- и надземно-столонные	*Fragaria vesca* L.	+	+	+	+	+
	F. viridis (Duch.) Weston	+	+	—	—	—
	Hieracium pilosella L.	+	+	+	+	—
	Potentilla anserina L.	+	+	+	+	—
	P. reptans L.	—	+	—	—	—

Продолжение таблицы

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
Кустарнички и полукустарнички	*Calluna vulgaris* (L.) Hull	+	—	—	—	—
	Calystegia sepium (L.) R. Br.	+	+	—	—	—
	Genista tinctoria L.	+	+	—	—	—
	Pyrola rotundifolia L.	+	—	—	—	—
	Solanum dulcamara L.	—	+	—	—	—
	Vaccinium myrtillus L.	+	—	—	—	—
	V. uliginosum L.	+	—	—	—	—
	V. vitis-idaea L.	+	—	—	—	—
Кустарники	*Padus avium* Mill. (*P. racemosa* (Lam.) Gilib.)	+	+	—	—	—
	Frangula alnus Mill.	+	+	—	—	—
	Rosa pisiformis (Christ) Sosn. (*R. cinnamomea* L.)	+	+	—	—	—
	Rubus caesius L.	+	+	—	—	—
	Salix pentandra L.	+	+	—	—	—
	Viburnum opulus L.	+	+	—	—	—
Одно-двулетники	*Arctium minus* (Hill) Bernh.	+	+	+	+	+
	Atriplex calotheca (Rafn) Fries (*A. hastata* L.)	+	—	+	—	—
	Barbarea vulgaris R. Br.	+	+	—	—	—
	Berteroa incana (L.) DC.	+	+	+	+	+
	Bidens tripartita L.	—	+	+	+	+
	Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	—	+	—	—	—
	Carduus thoermeri Weinm.	+	+	+	+	+
	Chenopodium album L.	—	+	—	—	—
	Chrysaspis spadicea (L.) Greene (*Trifolium spadiceum* L.)	—	+	—	—	—
	Cnidium venosum Koch	+	+	—	—	—
	Conyza canadensis (L.) Cronq. (*Erigeron canadensis* L.)	—	+	—	—	—
	Crepis tectorum L.	+	—	—	—	—
	Erigeron acris L. (*E. acer* L.)	+	+	—	—	—
	Erysimum cheiranthoides L.	+	—	+	—	—
	Filaginella uliginosa (L.) Opiz (*Gnaphalium uliginosum* L.)	—	+	—	—	—
	Galium aparine L.	—	+	+	+	+
	Lepidium ruderale L.	+	+	+	—	—
	Medicago lupulina L.	+	—	—	—	—
	Melilotus albus Medik.	+	+	+	—	—
	Polygonum aviculare L.	+	+	+	—	—
	Persicaria maculata (Rafin.) (*Polygonum persicaria* L.)	+	—	—	—	—
	Persicaria scabra (Moench) Mold. (*Polygonum scabrum* Moench)	—	+	—	—	—
	Raphanus raphanistrum L.	—	+	—	—	—
	Sisymbrium officinale (L.) Scop.	—	+	—	—	—
	Solanum nigrum L.	—	—	+	—	—
	Trifolium arvense L.	—	+	—	—	—
	Tripleurospermum perforatum (Mérat) M. Lainz (*Matricaria inodora* L.)	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

Жизненные формы	Виды	Годы				
		1907—1910	1940—1960	1997—2000		
				1	2	3
Одно-двулетники	*Verbascum nigrum* L.	—	+	—	—	—
	Veronica verna L.	—	—	+	—	—
	Xanthium strumarium L.	—	+	—	—	—
Полупаразитные	*Euphrasia parviflora* Schag. (*E. curta* (Fries) Wettst.)	—	+	—	—	—
	Melampyrum nemorosum L.	—	+	—	—	—
	M. pratense L.	—	+	—	—	—
	Odontites vulgaris Moench (*O. serotina* (Lam.) Dumort.)	—	+	—	—	—
	Pedicularis kaufmannii Pinzg.	+	+	+	—	—
	Rhinanthus glacialis Personnat subsp. aristatum (Celak.) Rauschert (*R. crista-galli* L.)	+	—	—	—	—
	Rhinanthus alectorolophus (Scop.) Poll. (*R. major* L.)	+	+	+	—	—
	R. vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.	+	—	—	—	—
Суккуленты	*Sedum acre* L.	—	+	+	—	—
	Hylotelephium maximum (L.) Holub (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.)	—	+	—	—	—
Деревья	*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.	+	+	—	—	—
	Betula pubescens Ehrh.	+	+	—	—	—
	Betula pendula Roth (*B. verrucosa* Ehrh.)	+	+	—	—	—
	Populus tremula L.	+	+	—	—	—
	Quercus robur L.	+	+	—	—	—
	Sorbus aucuparia L.	+	+	—	—	—

Примечание. * — современные латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1995), в скобках приведены старые названия, которые ранее мы использовали для анализа динамики флоры пойменной экосистемы р. Оки в пределах Дединовского расширения. Флористический список (1997—2000) представлен видами сохранившихся естественных сообществ пойменной экосистемы. Не включены виды антропогенно нарушенных местообитаний в пределах пойменного ландшафта — агроценозов, расположенных в различных частях поймы после распашки естественных местообитаний, обочин асфальтовых и грунтовых дорог, пересекающих пойму в различных направлениях, оросительных канав и оросительных коммуникаций, населенных пунктов и хозяйственных построек, карьеров после выемки песка, глины и пр. 1 — растительности пойменной экосистемы при всех режимах хозяйственного использования; 2 — растительных сообществ, которые используются как сенокосы с длительным внесением минеральных удобрений в количестве № 120—240 (РК) 60—120; 3 — растительных сообществ, которые используются как пастбища с длительным внесением минеральных удобрений в количестве № 120—300 (РК) 120—180; «+» — вид присутствует; «—» — вид отсутствует. Латинские названия приведены по флоре П. Ф. Маевского (1964), сводке С. К. Черепанова (1995) и по работам «Конспект флоры Рязанской Мещеры» (1975) и «Определитель растений Мещеры» (1986, 1987).

лось преимущественно природными факторами. Влияние антропогенных факторов не выделялось среди всего комплекса экзогенных факторов.

По данным Работнова (1973), Лопатина и Зайковой (1977), нашим (Егорова, 1981), при длительном внесении минеральных удобрений в количестве № 40—60 (РК) 30—60 флористический состав растительных сообществ мало меняется. По нашим данным, при внесении невысоких доз минеральных удобрений и сенокосном использовании растительности изменение флористического состава в пойменных ценозах, как правило, происходит за счет периодического внедрения и выпадения однолетников и малолетников в связи с поемностью и аллювиальностью.

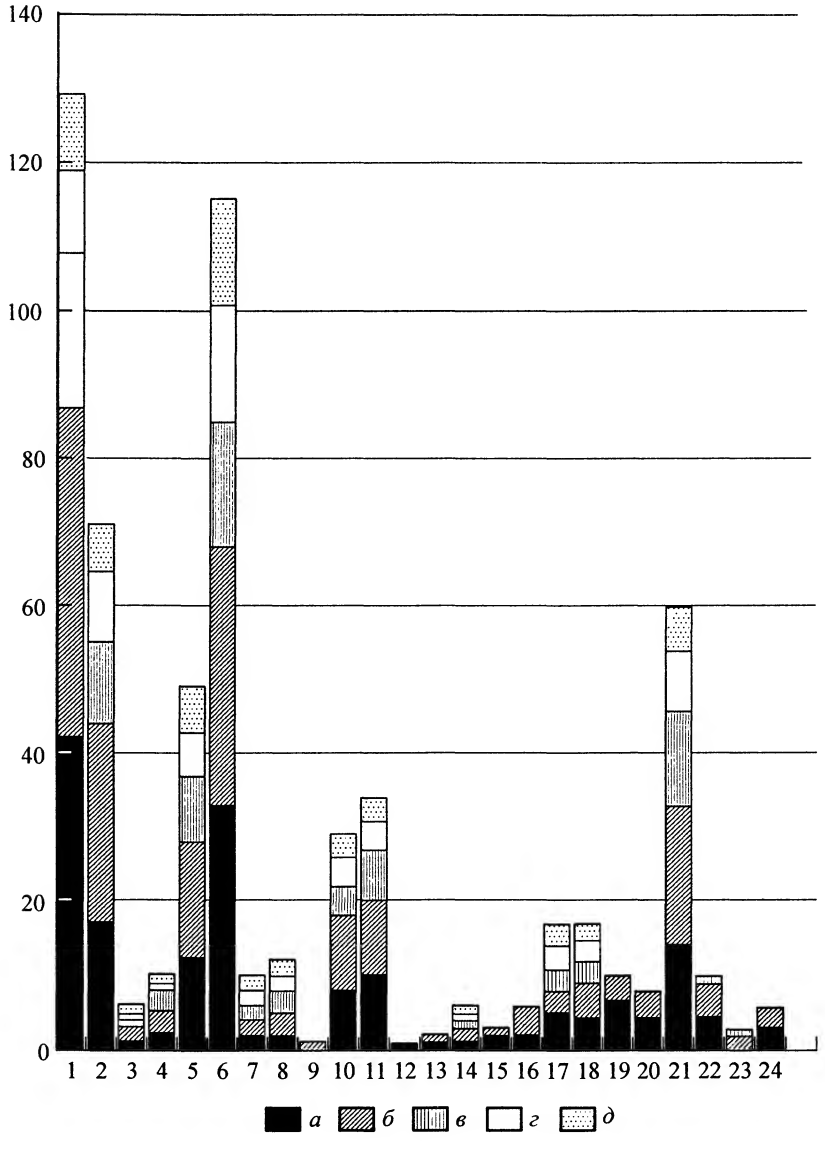


Рис. 1. Динамика числа видов различных ЖФ во флоре пойменной экосистемы р. Оки.

Периоды наблюдений: *а* — 1907—1910 гг.; *б* — 1940—1960 гг.; в 1997—2000 гг.: *в* — при всех способах хозяйственного использования растительности, *г* — при сенокосном использовании и длительном внесении удобрений, *д* — при пастбищном использовании и длительном внесении удобрений. По горизонтали — ЖФ: 1 — стержнекорневые, 2 — кистекорневые, 3 — короткокорневищные, 4 — плотнокустовые, 5 — рыхлокустовые, 6 — длиннокорневищные, 7 — длиннокорневищно-плотнокустовые, 8 — длиннокорневищно-рыхлокустовые, 9 — длиннокорневищно-корнеотпрысковые, 10 — корнеотпрысковые, 11 — стержнекорневые-корнеотпрысковые, 12 — стержнекорневые-кистекорневые, 13 — стержнекорневые-короткокорневищные, 14 — кистекорневые-корнеотпрысковые, 15 — клубнеобразующие, 16 — луковичные, 17 — ползучие, 18 — подземно- и надземно-столонные, 19 — кустарнички и полукустарнички, 20 — кустарники, 21 — однолетники и двулетники, 22 — полупаразитные, 23 — суккуленты, 24 — деревья; по вертикали — число видов.

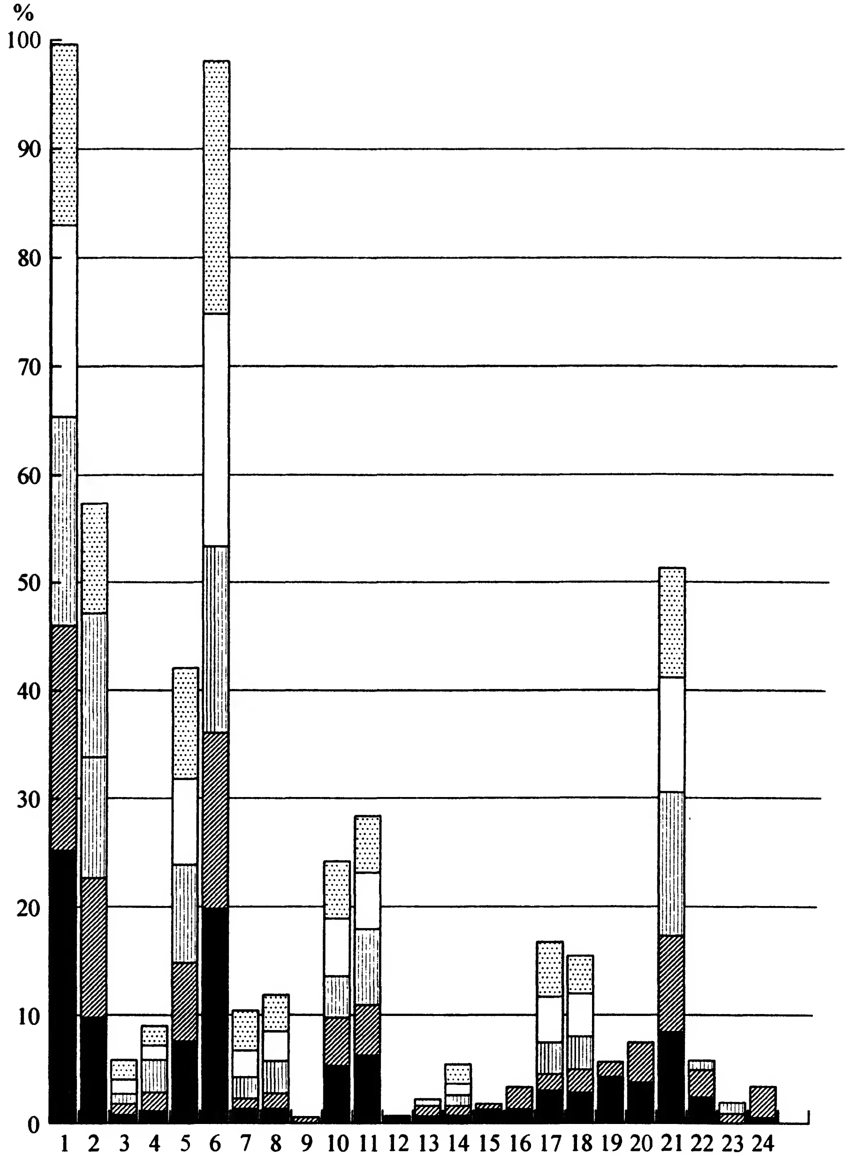


Рис. 2. Динамика структуры спектров ЖФ флоры пойменной экосистемы р. Оки.

По вертикали — %, остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

И. М. Ермакова и Н. С. Сугоркина (2000) на основании длительных исследований (1967—1994 гг.) растительности Залидовских лугов Дворцовского расширения поймы р. Угры (Калужская обл.), испытывающей слабый антропогенный пресс, также указывают на флюктуационные колебания флористического состава пойменных ценозов, которые связаны с природными факторами (климатические условия, поемность и др.). Авторы отмечают, что основной список видов остается неизменным.

И. Н. Поспелов, Е. Б. Поспелова (2001) на базе материалов, полученных при проведении инвентаризации флоры низовий р. Бикады (Яму-Неру, Таймыр) методом изучения конкретных флор (Толмачев, 1932; Юрцев, 1997) спустя 70 лет после первого обследования констатируют, что за этот период под воздействием природных факторов флористический состав данных местообитаний практически не изменился. Определенные изменения наблюдались в таксономической структуре флоры и встречаемости видов.

Во второй половине XX в. антропогенный пресс на растительность поймы в пределах Дединовского расширения постоянно усиливался, особенно начиная с 1960—1970-х годов и по настоящее время. Увеличились вносимые дозы минеральных удобрений как при сенокосном, так и при пастбищном использовании растительности от № 60—90 (РК) 30—60 до № 120—300 (РК) 90—180. К середине XX в. были осушены болота, исстари окружавшие пойменный ландшафт, площадь которых составляла около 22 тыс. га (Еленевский, 1924, 1936). К настоящему моменту более 50 % площади пойменного ландшафта распахано. Распаханные участки находятся на всех частях поймы, кроме притеррасья. Они используются для выращивания овощных культур, кукурузы, организации пастбищ, где применяются высокие дозы минеральных удобрений, инсектицидов, проводится полив. На большей части пойменного расширения организованы оросительная система и сеть асфальтовых и грунтовых дорог. Прирусловая часть поймы, особенно в левобережье, в значительной степени занята под строительство жилых домов и разнообразных хозяйственных помещений и служб. В связи с зарегулированием полых вод в последние 20—30 лет наблюдается изменение гидрологического режима, режима поемности и аллювиальности пойменной экосистемы. Это обусловливает изменение экотопических условий (уровень и динамику грунтовых вод в течение вегетационного периода, качество и количество отлагаемого наилка и др.) растительных сообществ и их унификацию по всему профилю пойменного ландшафта. В ненарушенном и слабонарушенном состоянии экотопические условия ценозов в разных частях поймы существенно различались. При таком прессе антропогенных факторов резко снижается влияние природных факторов на структуру и функционирование пойменных ценозов. Наши многолетние системные исследования показали, что влияние антропогенных факторов на таком уровне становится преимущественным среди всего комплекса экзогенных факторов, так как они в конечном итоге определяют функционирование и структуру ценопопуляций видов и ценозов (Егорова, 1972, 1973, 1976, 1981, 1982, 1988, 2001; Егорова, Курченко, 1987), а также взаимоотношения фито- и зоокомпонентов, численность и структуру консорций в природных биоценозах (Егорова и др., 1982, 2001, и др.). Изменения в растительности, происходящие в результате преимущественного влияния антропогенных факторов над природными, мы рассматриваем как антропогенные сукцессии.

В 1997—2000 гг. по итогам маршрутных геоботанических описаний растительности пойменной экосистемы при всех способах хозяйственного влияния и материалов, полученных при длительном стационарном мониторинге сообществ, испытывающих воздействие различных доз минеральных удобрений при сенокосном и пастбищном использовании, флора пойменного ландшафта включала 98 видов. Это в 1.7 раза меньше по сравнению с числом видов флоры пойменной экосистемы, установленным за 1907—1910 гг. и в 1.9 раза — по сравнению с 1940—1960 гг. При всех способах хозяйственного использования флора характеризовалась 16 ЖФ. Ведущее положение во флоре сохранили следующие ЖФ: стержнекорневая (19 видов), длиннокорневищная (17), однолетники и двулетники (13), кистекорневая (11) и рыхлокустовая (9 видов). Однако число их видов сократилось соответственно по сравнению с 1907—1910 гг. и 1940—1960 гг.: стержнекорневой — в 2.2 и 2.4 раза, кистекорневой — в 1.5 и 2.5 раза, рыхлокустовой — в 1.3 и 1.8 раза, длиннокорневищной — в 1.9 и 2.1 раза. В разной степени менялось число видов других ЖФ, сохранившихся во флоре пойменного ландшафта при всех способах хозяйственного использования (см. таблицу, рис. 1). На данном этапе преимущественное положение во флоре занимали виды стержнекорневой и длиннокорневищной ЖФ (36.7 % от общего числа видов). Относительная доля остальных ЖФ в структуре спектра колебалась от 1.0 % до 7.1 % (рис. 2).

В сообществах пойменного ландшафта, где в течение 20—35 лет вносили минеральные удобрения в количестве № 120—240 (РК) 60—120 и проводили двукратное скашивание, в 1997—2000 гг. было зафиксировано 74 вида, которые характеризовались 14 ЖФ. Ведущее положение среди них занимали виды стержнекорневой, кистекорневой, длиннокорневищной ЖФ. В составе флоры интенсивно удобряемых ценозов при сенокосном использовании растительности число видов ведущих ЖФ составляло 52.7 % от общего числа видов, зафиксированных на этих участках. Среди них преобладали длиннокорневищные растения (58.9 %). В интенсивно удобряемых сообществах с сенокосным использованием заметно уменьшилось число однолетников и двулетников. В разной степени сократилось число видов и многих других ЖФ (рис. 1).

В сообществах пойменного ландшафта при пастбищном использовании и длительном (18—25 лет) внесении минеральных удобрений в количестве № 120—300 (РК) 120—180 в 1997—2000 гг. были зафиксированы 61 вид и 14 ЖФ. Видовой состав и структура спектра ЖФ флоры интенсивно удобряемых сообществ при пастбищном использовании сходны с видовым составом и структурой спектра ЖФ интенсивно удобряемых сообществ и сенокосном использовании растительности (рис. 1, 2).

Таким образом, анализ материала показывает, что в ходе антропогенных сукцессий произошло резкое сокращение флоры пойменной экосистемы, в связи с чем число ЖФ в сообществах сократилось в 1.7 раза при всех способах хозяйственного использования и в 1.5 раза — при внесении высоких доз минеральных удобрений на сенокосных и пастбищных участках поймы. Значительно уменьшилось и число видов, представляющих ЖФ, которые сохранились во флоре в ходе антропогенных сукцессий (см. таблицу, рис. 1). В условиях интенсивного антропогенного пресса в структуре флоры мало менялась только относительная доля сохранившихся ЖФ, по сравнению с относительной долей этих ЖФ в структуре флоры пойменной экосистемы, находящейся в ненарушенном или слабонарушенном состоянии в первой половине XX в. (рис. 2).

Заключение

Анализ материалов, полученных в результате проведенных исследований, и литературных данных, показал, что в первой половине XX в. флора пойменной экосистемы не претерпела существенных изменений. К середине столетия (1940—1960 гг.) общее число видов флоры увеличилось на 14.6 %, по сравнению с числом видов, зафиксированных в 1907—1910 гг. Флеровым. Изменение числа видов на таком уровне следует отнести к флюктуационным процессам, которые свойственны пойменным экосистемам под влиянием природных факторов и, прежде всего, поемности и аллювиальности. За этот период мало изменилось и число видов большинства ЖФ. Было отмечено увеличение кистекорневых растений на 12 видов, однолетников и двулетников на 5 видов. Колебания числа видов других ЖФ были незначительными (рис. 1). Структура спектров ЖФ также практически была стабильной (рис. 2).

Во второй половине XX в. в ходе антропогенных сукцессий флора пойменной экосистемы р. Оки сократилась более чем в 2 раза. В связи с чем существенно изменился видовой состав ЖФ, а их общее число, в зависимости от интенсивности хозяйственного использования, сократилось в 1.5—1.7 раза по сравнению с 1907—1910 и 1940—1960 гг. И только относительная доля ЖФ, сохранившихся во флоре пойменных сообществ, испытывающих интенсивное и разнообразное антропогенное воздействие, осталась достаточно стабильной по сравнению с относительной долей этих ЖФ в структуре флоры пойменной экосистемы начала и середины XX в. Материалы длительных системных исследований показали, что антропогенные сукцессии характеризуются быстрыми темпами, имеют однонаправленный и необратимый характер (Егорова, 1988, 1998, 2000 и др.; Егорова и др., 1982, 2001).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Федеральной программы «Интеграция» (проект 5.1, № 439).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., *Карпухина Е. А.*, *Прилепский Н. Г.* Растительный покров окрестностей Пущина. Пущино, 1992. 177 с.

Василевич В. И. Некоторые новые направления в изучении динамики растительности // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 10. С. 1—16.

Егорова В. Н. Жизненный цикл сборной ежи (*Dactylis glomerata* L.) на лугах в пойме р. Угры. Сообщение 1 // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 4. С. 118—129.

Егорова В. Н. Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр популяций ежи сборной на Окских лугах // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78. Вып. 6. С. 76—88.

Егорова В. Н. Большой жизненный цикл *Bromus inermis* Leyss. на пойменных лугах р. Оки // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 3. С. 90—99.

Егорова В. Н. Влияние эколого-антропогенных факторов на флористический состав пойменных лугов Оки (Московская обл.) // Раст. ресурсы. 1981. Т. 17. Вып. 3. С. 257—263.

Егорова В. Н. Структура и динамика ценопопуляций *Bromus inermis* Leyss. в пойменных ценозах р. Оки // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 71—80.

Егорова В. Н. Общие и специфические черты функционирования ценопопуляций в пойменных лугах // Перспективы теории фитоценологии. Тарту, 1988. С. 71—79.

Егорова В. Н. Овсяница красная // Биологическая флора Московской обл. М., 1990. Вып. 8. С. 78—91.

Егорова В. Н. Закономерности формирования репродуктивной способности растений и ее реализация в фитоценозах (на примере злаков пойменных лугов) // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 46—64.

Егорова В. Н. Мятлик луговой // Биологическая флора Московской обл. М., 1996. Вып. 12. С. 22—39.

Егорова В. Н. Семенное размножение растений в природных сообществах: биоморфологические основы формирования плодовитости, факторы и механизмы ее реализации (на примере 11 видов злаков) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 31—41.

Егорова В. Н. Мятлик обыкновенный // Биологическая флора Московской обл. М., 2000. Вып. 14. С. 4—16.

Егорова В. Н., *Курченко Е. И.* Особенности структуры ценопопуляций гигантской полевицы (*Agrostis gigantea* Roth) // Структура и функционирование луговых и степных фитоценозов. Новосибирск, 1987. С. 58—72.

Егорова В. Н., *Мамаева Х. П.*, *Фирсов С. Н.* Влияние антропогенных факторов на возобновление ценопопуляций злаков и связанных с ними насекомых в пойме р. Оки // Животный мир центра лесной зоны европейской части СССР. Калинин, 1982. С. 102—125.

Егорова В. Н., Мамаева Х. П., Фирсов С. Н. Структура консорций генеративной сферы злаков и возобновление их ценопопуляций в пойменных ценозах р. Оки // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 26—38.

Еленевский Р. А. Наши природные богатства. Окские луга. М., 1924. 64 с.

Еленевский Р. А. Пойма р. Оки в пределах Московской области // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1936. Вып. 5. С. 135—161.

Ермакова И. М., Сугоркина Н. С. Мониторинг луговой растительности в пойме р. Угры // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 50—59.

Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. Н. Н. Водолазской, И. А. Губанова, К. В. Киселевой, В. С. Новиковой, Н. Б. Октябревой, В. Н. Тихомирова. М., 1975. 328 с.

Лопатин В. Д., Зайкова В. А. Природные условия Вороновского лугового стационара и методика исследований // Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. Петрозаводск, 1977. С. 4—18.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л., 1954. 912 с.

Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.

Поспелов И. Н., Поспелова Е. Б. Повторная инвентаризация флоры низовий р. Бикады (Яму-Неру, Таймыр) через 70 лет // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 5. С. 13—29.

Работнов Т. А. Эффективность калийных удобрений на пойменных лугах // Бюл. науч.-технич. информации Всесоюз. НИИ кормов. 1958.

Работнов Т. А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., 1973. 177 с.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. 16 с.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки // Уч. Зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина. 1956. Т. 9. Вып. 3. С. 43—120.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненной формы злаков. М., 1971. 359 с.

Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Ч. 1. С. 84—169.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы и модели побегообразования наземноползучих трав // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 161—178.

Толмачев А. И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Полярной комиссии. Л., 1932. Ч. 1. Вып. 8. 126 с.

Уранов А. А. О методе Друде // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1—2. С. 18—31.

Уранов А. А. К вопросу о совместном определении обилия и покрытия // Тр. Моск. ветеринарной академии. 1961. Т. 38. С. 105—109.

Уранов А. А. Наблюдения на летней практике по ботанике. М., 1964. 214 с.

Флеров А. Ф. Окская флора // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1907. Т. 27. Вып. 1. С. 1—286.

Флеров А. Ф. Окская флора // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1908а. Т. 27. Вып. 1. С. 287—728.

Флеров А. Ф. Ботанико-географические исследования р. Оки от верховьев до впадения в р. Волгу // Изв. Рус. геогр. об-ва. СПб., 1908б. Г. 43. С. 93—110.

Флеров А. Ф. Окская флора // Тр. С.-Петерб. бот. сада. 1910. Т. 27. Вып. 3. С. 733—788.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 60—69.

SUMMARY

The analysis of dynamics of species composition and spectrum structure of life forms (LF) was made for the flora of the Oka River flood-plain ecosystem within Dedinovo extension (Dedinovo, Moscow Region) in the process of natural and anthropogenic successions for the period from 1907—1910 to 1997—2000. The natural successions (1907—1910 to 1940—1960) held the LF number and species composition quite stable. Quantitative fluctuations of the LF species compositions were 1—4 species; only the composition of the racemose-rooted LF increased by 12 species. Indicated changes of LF species composition by 1940—1960 resulted from the increase of the total species number in the flora by 24 species (14.6 %). The spectrum structure of LF during the natural successions remained stable.

In the late 20th century (1997—2000), the number of LF of the flood-plain ecosystem decreased by 1.5 times as compared to those in the early and the middle 20th century. The species composition of rod-rooted, racemose-rooted, loose-tussock, long-rhizomatous plants decreased by 7—32 species. Changes of the species number of other LF were less significant. These quantitative changes have resulted from disappearance of many species from the flood-plain ecosystem during anthropogenic successions, the latter being characterized by rapidity, unidirectional motion, and irreversible changes.

УДК 581.526.53 (470.44) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© Г. С. Малышева, П. Д. Малаховский

РАЗНООБРАЗИЕ СТЕПЕЙ САРАТОВСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ И ИХ СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

G. S. MALYSHEVA, P. D. MALAKHOVSKY. THE DIVERSITY OF THE SARATOV TRANSVOLGA STEPPES AND THEIR MODERN STATE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 30.06.2003
Окончательный вариант получен 29.01.2004

Представлены результаты исследований растительности степей Саратовского Заволжья. В них выделены 2 основные формации — Stipetum lessingianae и Festucetum valesiacae на темно-каштановых и каштановых почвах, представленные несколькими ассоциациями, важнейшими из которых являются типчаково-ковылковая (Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae) и ковылково-типчаковая (Festucetum valesiacea–Stiposum lessingianae). По террасам небольших речек, где господствуют солонцеватые почвы, отличающиеся комплексностью, встречаются сообщества комплекса Festucetum valesiacae–Artemisiosum lerchianae; Artemisietum pauciflorae–Festucosum valesiacae; Tanacetietum achilleifoliae–Graminiosum.

Ключевые слова: растительность, степи, Саратовское Заволжье, ассоциации, формации.

Степи Саратовского Заволжья представляют значительный интерес по ряду причин. Первая — это то, что р. Волга является рубежом между Причерноморской и Заволжско-Казахстанской степными провинциями (Лавренко и др., 1991). Заволжье относится к Заволжско-Казахстанской провинции, но влияние видов с Причерноморским ареалом здесь еще достаточно велико. Присутствие их наряду с казахстанскими видами и видами широкого Евросибирско-среднеазиатского ареала придает степям Заволжья переходный характер от европейских к азиатским.

Вторая — что степи Заволжья в 30-е и 50-е годы многократно подвергались практически сплошной распашке. В последнее десятилетие многие пашни были заброшены и начался процесс восстановления степей. Определенный интерес представляет тот факт, что на суглинистых равнинных просторах Заволжья с густой речной сетью помимо зональных вариантов степи широко представлены интразональные комплексы и балочные системы. Все это и определяет интерес к изучению растительности степей Заволжья.

Обширная территория Заволжья всегда привлекала внимание геоботаников и ей посвящена довольно большая литература (Бегучев, 1928; Спрыгин, 1930; Родин, 1933; Смирнов, 1935; Иванов, 1958; Тарасов, 1968, 1971, и др.). Все эти материалы обобщены на геоботанических картах. Так, на одной из карт (Карта..., 1989) степи севернее р. Б. Иргиз показаны как разнотравно-дерновиннозлаковые, а южнее на огромной территории — как бедноразнотравно-дерновиннозлаковые (сухие) степи. На другой карте (Карта..., 1999) степи Заволжья подразделены на

2 подзоны: северные — богаторазнотравно- и разнотравно-дерновиннозлаковые степи (севернее р. Б. Иргиз) и средние (сухие) типчаково-ковыльные (южнее р. Б. Иргиз). Северные степи практически все распаханы. Описанию и классификации степей Заволжья посвящено немало работ (Родин, 1933; Тарасов, 1968, 1971, 1977, и др.). Однако, учитывая давность исследований и некоторую противоречивость мнений о подзональном разделении степей и о разнообразии формаций и ассоциаций, а также возможную динамику степной растительности и восстановительные процессы, особенно интенсивно происходящие в настоящее время, мы вновь обращаемся к этому интересному региону. В задачу исследования входила инвентаризация современной степной растительности Заволжья южнее р. Б. Иргиз до полосы опустыненных степей (в понимании Е. М. Лавренко, 1980), описание плакорных сообществ и выявление разнообразия зональных степных ассоциаций и формаций. Формацию мы понимаем как совокупность ассоциаций с одним и тем же доминантом (Быков, 1988).

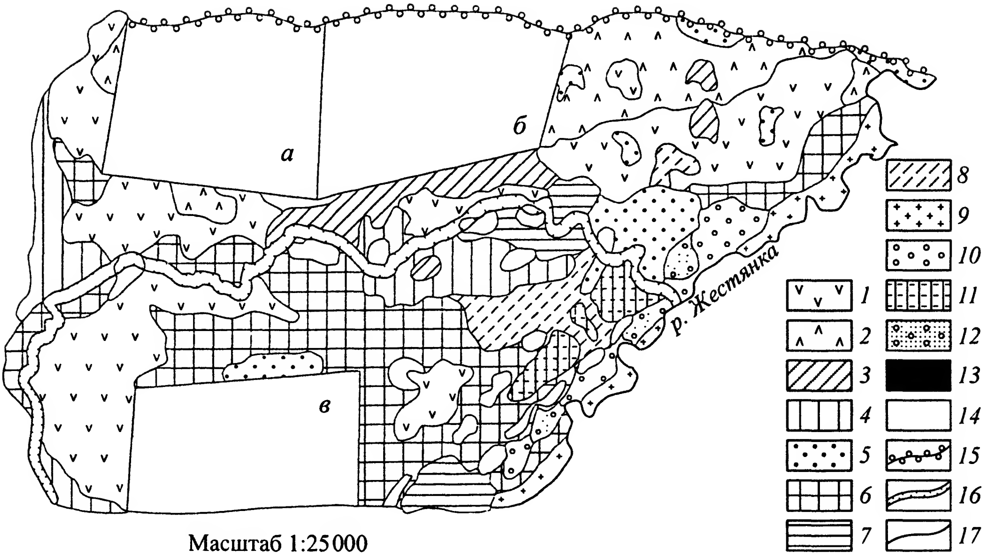
Природные условия района исследований

Территория Саратовского Заволжья представляет собой равнину, расположенную между долиной р. Волги и возвышенностями Общего Сырта, а на юге пологим уступом переходящую в Прикаспийскую низменность. Рельеф Заволжья сравнительно молодой, что связано с морскими трансгрессиями, происходившими в послетретичное время. Отложения сыртовой толщи, образованные глинами морского происхождения, перекрыты лессовидными суглинками, простираются до глубины 50—60 м (Шабанов, 1959). Почвы вершин сыртов в северо-восточном районе представлены фрагментами южных черноземов, а на предсыртовых равнинах развиты в основном темно-каштановые и каштановые почвы, отличающиеся некоторой солонцеватостью и комплексностью (Почвенная..., 1985). Засоленные почвы составляют 10—25 % от общей площади Заволжья.

Климат Заволжья засушливый, континентальный. С продвижением с северо-запада на юго-восток континентальность резко возрастает, что проявляется прежде всего в сокращении годовой суммы осадков от 400 до 280 мм. Это приводит к усилению черт аридного типа климата, для которого характерны значительная неустойчивость атмосферных процессов и некоторые негативные черты: летом частые засухи и суховеи (более 40 дней), а зимой ветры, достигающие значительной скорости и сдувающие снег. Средний минимум температуры за июль на широте пос. Горный составляет 29—30° (Маттисен, 1959). Особенности климата и эдафических условий приводят к формированию в Заволжье бедноразнотравно-дерновинно-злаковых степей (в понимании Лавренко и др., 1991). Следует заметить, что годы исследований (1996—1997 и 2000) были умеренно-влажными, а период наблюдений (июль) можно назвать началом спада максимального развития сообщества, когда кривая вегетации постепенно опускается, хотя число цветущих видов остается еще достаточно высоким.

Объекты и методы исследований

При выборе объектов исследования мы руководствовались следующими критериями: участки должны быть целинными и наименее нарушенными антропогенными воздействиями, растительность — типичной для данной подзоны.



Картосхема растительного покрова участка «Сухая степь».

Ассоциации: *1* — Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae (типчаково-ковылковая); *2* — Stipetum lessingianae–Stiposum capillatae–Festucosum valesiacae (типчаково-тырсово-ковылковая); *3* — Stipetum lessingianae–Stiposum capillatae (тырсово-ковылковая); *4* — Stipetum capillatae–Stiposum lessingianae (ковылково-тырсовая); *5* — Festucosum valesiacae (типчаковая); *6* — Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae (ковылково-типчаковая); *7* — Festucetum valesiacae–Stiposum capillatae (тырсово-типчаковая); *8* — Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae–Stiposum capillatae (тырсово-ковылково-типчаковая); *9* — Festucetum valesiacae–Artemisiosum austriacae (полынково-типчаковая). Сообщества комплекса: *10* — Festucetum valesiacae–Artemisiosum lerchianae (белополынно-типчаковое); *11* — Artemisietum pauciflorea–Festucosum valesiacae (типчаково-чернополынное); *12* — Tanacetietum achilleifoliae–Graminiosum (злаково-ромашниковое); *13* — кустарниковые микрогруппировки с караганой; *14* — залежи: *а* — пырейная с солодкой, *б* — полынно-типчаковая, *в* — полынная; *15* — лесополоса; *16* — балочный комплекс; *17* — р. Жестянка.

Участок «Разнотравная степь» (около 1000 га) был выбран в Пугачевском р-не в междуречье рек Б. Чалыкла и Камелик около дер. Максютово на плато пологого сырта. Именно здесь, по данным почвенной карты Саратовской обл. (1985), наблюдаются небольшие островки южных черноземов с разнотравно-ковылковой степью, мало измененной антропогенным воздействием. Другой участок — «Сухая степь» — расположен южнее на предсыртовой равнине со сравнительно пологими очертаниями рельефа. Многочисленные микрозападины создают некоторую пестроту в относительно однообразном почвенном покрове. Здесь господствуют темно-каштановые почвы, местами несколько засоленные. Участок имеет площадь 4500 га и расположен на стыке Пугачевского, Краснопартизанского, Дергачевского и Озинского районов (пос. Целинный). Его рельеф более сложный в связи с наличием долины небольшой р. Жестянки и двух балок — Чилижный и Бирючий дол. Нарушенность растительности незначительна.

На каждом из участков закладывали пробные площади (10 × 10 м) для выявления флористического разнообразия сообществ, обилие (по шкале Друде) и общее проективное покрытие определяли на 6 площадках в 1 м^2. На этих же площадках делали зарисовки вертикальной и горизонтальной структур и отмечали жизненное состояние видов. В работе использовано 65 геоботанических описаний зональной и интразональной растительности. Описания сведены в таблицу, по господствующим видам растений при значительном сходстве сопутствующих видов и их фитоценотических показателей (Шенников, 1964) были выделены ассоциации и формации. Названия синтаксонов даны в соответствии с «Проектом Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры» (Нешатаев, 2001). Местоположения описаний были нанесены на землеустроительную карту М 1 : 25 000 совхоза им. Фурманова. Далее был произведен объезд участка на машине с выделением контуров растительных ассоциаций. В результате генерализации была составлена картосхема растительного покрова участка «Сухая степь» М 1 : 25 000 (см. рисунок). При составлении легенды картосхемы были использованы правила крупномасштабного картирования растительности (Грибова, Исаченко, 1972).

Результаты и обсуждение

По данным геоботанического обследования хозяйств Саратовского Заволжья Южгипроземом в 1980—1990-е годы (рукописные отчеты хранятся в Саратовском филиале института Южгипрозем) степи составляют 12—15 % его площади. Они представлены как небольшими, в несколько десятков м^2, фрагментами (в основном вблизи балок и лесополос), так и более значительными участками (до нескольких тысяч га), приуроченными, как правило, к стыку разных хозяйств и районов. Впрочем, таких больших участков немного. Надо отметить, что в последние 10—12 лет в связи с уменьшением распашки и поголовья скота степи стали довольно интенсивно восстанавливаться, чему мы были свидетелями, наблюдая залежи различного возраста. Те из них, которым 12—15 лет, уже весьма напоминают вторичную степь с обилием злаков.

В результате геоботанического обследования растительности степей Заволжья нами отмечена некоторая неоднородность и пестрота растительного покрова, вызванная прежде всего особенностями рельефа и, как следствие, неравномерным распределением влаги. Так, на северо-востоке Заволжья, южнее р. Б. Иргиз, где отмечены фрагменты южных черноземов (участок «Разнотравная степь»), небольшими островками по вершинам сыртовых плато (абсолютная высота 100—120 м над ур. м.) и водоразделов встречается разнотравно-ковыльная степь, в прошлом, вероятно, имевшая здесь, так же как и севернее р. Б. Иргиз, широкое распространение. Она приближается к коренным степям и, скорее всего, является переходным типом от разнотравно-типчаково-ковыльных степей, распространенных к северу от р. Б. Иргиз к типчаково-ковылковым (южнее р. Б. Иргиз) степям, описанным А. О. Тарасовым (1971, 1991). Ее переходный характер подтверждается тем, что ниже по склону того же сырта к ней вплотную примыкает тырсово-типчаковое сообщество с караганой на темно-каштановых почвах, но главное, что здесь отсутствуют такие виды ковылей, как *Stipa pennata*,[1] *S. tirsa*, *S. zalesskii* и др., отмеченные в свое время А. О. Тарасовым (1971). Основную фитоценотическую роль здесь играет *S. lessingiana*, который, как правило, в роли доминанта выступает южнее. В связи с тем, что площади, занимаемые этими сообществами невелики, выделена всего лишь ассоциация Stipetum lessingianae–Mictoherbosum. Она характеризуется достаточно богатым видовым составом. Из злаков, как было отмечено выше, абсолютным доминантом является *S. lessingiana* (см. таблицу). На его долю приходится бóльшая часть проективного покрытия — до 50 % при общем — 80 %. Роль типчака незначительна. Разнотравье составляет 90 % от общего числа видов в сообществе, но его виды представлены небольшим числом экземпляров. Увеличение количества видов разнотравья, вероятно, можно объяснить выпадением ковылей, которые

---

[1] Латинские названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Флористический состав и основные характеристики видов Саратовского Заволжья

Виды	Тип			Ассоциация			Сообщество комплекса		
	эколого-фитоценотический	корневой системы	феноритмотип	Stipetum lessingianae–Microherbosum	Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae	Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae	Artemisietum pauciflorae–Festucosum valesiacae	Festucetum valesiacae–Artemisiosum lerchianae	Tanacetietum achilleifoliae–Graminiosum
Кустарники									
Caragana frutex	С	СТК	Л	—	—	sp-gr (5—7)	—	—	—
Полукустарнички									
Artemisia austriaca	С	К	ЛЗ	sp (3)	sol	sp (3)	sp (3)	sp (3)	sp (1—3)
A. lerchiana	П-С	СТК	ЛЗ	—	—	sol	—	cop-1 (20)	—
A. pauciflora	П	СТК	ЛЗ	—	—	sol	cop-1 (25)	sol	—
Atraphaxis frutescens	П-С	СТК	Л	—	sol	—	—	—	—
A. replicata	П-С	СТК	Л	—	—	sol	—	—	—
Kochia prostrata	П-С	СТК	ЛЗ	sol	sol	—	sol	sol	sol
Onosma polychroma	С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Tanacetum achilleifolium	П-С	К	ЛЗ	—	—	—	—	sp (1—3)	cop-1 (25)
Thymus marschallianus	С	СТК	ЛЗ	—	sol	—	—	—	—
Многолетние травы:									
Злаки									
Agropyron cristatum	С	РД	ЛЗ	sol	sol	sol	—	sol	sol
Bromopsis inermis	Л	К	Л	—	sol	—	—	—	—
Elytrigia repens	Л	К	ЛЗ	—	—	—	sol	sol	—
Festuca valesiaca	С	ПМД	ЛЗ	sp (1)	cop-2 (25)	cop-3 (40)	sp (5)	cop-3 (30)	sp (5)
Koeleria cristata	С	ПМД	ЛЗ	—	sol	—	sol	sol	—
Poa angustifolia	Л-С	К	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
P. bulbosa	П-С	РД	ЛЗ	—	—	sol	sol	sp (3)	—
P. stepposa	С	РД	ЛЗ	—	sol	—	—	—	sol
Stipa capillata	С	ПКД	ЛЗ	sol	—	sol	—	—	sol
S. lessingiana	С	ПКД	ЛЗ	cop-3 (50)	cop-3 (40)	cop-2 (20)	sp (3)	sol	—
Осоки									
Carex supina	С	К	ЛЗ	—	—	—	—	—	sol
Разнотравье									
Achillea nobilis	С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	sol	sol

Продолжение таблицы

Виды	Тип			Ассоциация			Сообщество комплекса		
	эколого-фитоценотический	корневой системы	феноритмотип	Stipetum lessingianae–Mictoherbosum	Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae	Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae	Artemisietum pauciflorae–Festucosum valesiacae	Festucetum valesiacae–Artemisiosum lerchianae	Tanacetietum achilleifoliae–Graminiosum
Разнотравье									
A. setacea	С	СТК	ЛЗ	sp (2)	—	—	—	—	—
Allium flavescens	С	ПДЛ	ЛЗ?	sol	sol	—	—	—	—
A. lineare	С	РДЛ	ЛЗ?	sol	sol	—	—	—	—
A. paniculatum	С	Л	Л	—	—	—	—	—	—
Astragalus austriacus	С	СТК	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
A. testiculatus	С	СТК	Л	—	sol	—	—	—	—
A. virgatus	С	СТК	ЛЗ	—	—	—	sol	—	—
Carduus crispus	Л-С*	СТК	Л	sol	—	—	—	—	—
Centaurea adpressa	С*	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
C. diffusa	С*	СТК	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
C. biebersteinii	С	СТК	ЛЗ	—	—	sol	—	—	—
Cichorium intybus	С-Л	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Cirsium arvense	Л*	СТК	Л	—	—	sol	—	—	—
Convolvolus arvensis	*	КОП	Л	sol	sol	—	—	—	—
Dianthus deltoides	Л-С	СТК	ЛЗ	—	—	sol	—	—	—
D. versicolor	Л-С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Echinops meyeri	П	СТК	ЛЗ	—	—	sol	—	—	—
E. ritro	С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	sol	—
Eriosynaphe longifolia	С	СТК	Л	sol	—	—	—	—	—
Euphorbia virgata	С-Л	СТК	?	—	sol	sol	—	—	—
Falcaria vulgaris	Л-С	СТК	Л	sol	—	—	—	sol	—
Galatella villosa	С	ДК	Л	sp (3)	—	—	—	—	—
Galium verum	Л-С	К	ЛЗ	sol	sol	sol	—	—	sol
Iris pumila	С	ДЛ	Л	sol	sol	—	—	—	—
Limonium gmelinii	С	СТК	ЛЗ	sol	sol	sol	—	sol	—
Linaria vulgaris	Л	СТК	ЛЗ	—	sol	sol	sol	—	—
Medicago falcata	С	СТК	ЛЗ	sol	—	sol	—	—	—

M. romanica	С	СТК	ЛЗ	—	—	sol	—	—	—
Nepeta ucranica	С-Л	СТК	Л	sol	sol	—	—	—	—
Ornithogalum fischerianum	С	Л	В	sol	—	—	sol	—	—
Picris hieracioides	Л	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Plantago stepposa	Л-С	СТК	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
Potentilla bifurca	С	К	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
Salvia tesquicola	С	СТК	Л?	sol	—	—	—	—	—
Scabiosa ochroleuca	Л-С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Seseli libanotis	Л-С	СТК	Л	sol	—	—	—	—	—
Silaum silaus	Л-С	СТК	Л	sol	sol	—	—	—	—
Silene wolgensis	С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Taraxacum officinale	С	СТК	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
Tragopogon podolicus	Л-С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Trinia multicaulis	С	СТК	В	sol	sol	—	—	—	—
Tulipa gesneriana	П-С	Л	В	sol	—	—	—	—	—
Verbascum phoeniceum	Л-С	СТК	ЛЗ	sol	—	—	—	—	—
Veronica prostrata	Л-С	К	?	sol	—	—	—	—	—
V. spicata	Л-С	К	ЛЗ	sol	sol	—	—	—	—
Однолетники									
Alyssum desertorum	П-С	СТК	ОЗВ	sol	—	—	—	sol	sol
Bromus squarrosus	*	КСК	ОЗВ	sol	—	—	—	—	—
Ceratocarpus arenarius	П-С*	СТК	ОЗВ	—	—	—	—	sol	—
Ceratocephala testiculata	П-С*	КСК	В	—	—	—	sol	—	—
Dracocephalum thymiflorum	Л-С*	СТК	Л	sol	—	—	—	—	—
Echinopsilon sedoides	П-С*	СТК	Л	—	sol	sol	—	sol	—
Lepidium ruderale	С*	СТК	ОЗВ	—	—	—	sol	—	sol
Odontites vulgaris	Л*	СТК	Л	sol	—	—	—	—	—
Polygonum aviculare	*	СТК	ОЗВ	sol	—	—	—	—	—
Conyza canadensis	С*	СТК	Л	sol	sol	sol	—	—	—

Примечание. Эколого-фитоценотические типы: Л — луговой, С-Л — степно-луговой, Л-С — лугово-степной, С — степной, П-С — пустынно-степной, П — пустынный. * — сорняки. Тип корневой системы: ДК — дерновинно-корневищный, ДЛ — дерновинно-луковичный, К — корневищный, КОП — корнеотпрысковый, КСК — кистекорневой, Л — луковичный, ПДЛ — плотно-дерновинно-луковичный, ПКД — плотно-крупно-дерновинный, ПМД — плотно-мелко-дерновинный, РД — рыхло-дерновинный, РДЛ — рыхло-дерновинно-луковичный, СТК — стержнекорневой. Феноритмотипы: В — виды весеннего периода вегетации, Л — летнего, ЛЗ — многолетники с весенне-летне-осенним периодом вегетации и уходящими в зиму частично или полностью с зелеными листьями или побегами, ОЗВ — однолетники с осенне-весенним периодом вегетации. Для ассоциаций и сообществ обилие вида и проективное покрытие (%) дается по Друде. Прочерк означает отсутствие вида в ассоциации и сообществе. В графах 2—4 частично использованы данные других исследователей (Борисова и др., 1961; Борисова, 1965; Семенова-Тян-Шанская, 1966).

в настоящее время встречаются крайне редко и не играют большой фитоценотической роли (Решетникова, 2002). В составе разнотравья преобладают многолетние, двудольные и длительновегетирующие растения. Роль однодольных растений, так же как и однолетних, незначительна. По эколого-фитоценотическому типу (в понимании А. М. Семеновой-Тян-Шанской, 1966) наибольший процент составляют степные (*Galatella villosa*, *Salvia tesquicola*, *Silene wolgensis*, *Stipa lessingiana* и др.), по составу жизненных форм — стержнекорневые (*Achillea setacea*, *Centaurea adpressa*, *Eriosynaphe longifolia*, *Onosma polychroma* и др.) , а по ритму развития — зимнезеленые (*Achillea nobilis*, *Centaurea adpressa*, *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana* и др.) виды.

По систематической структуре ведущими семействами являются *Asteraceae* (11 видов), *Apiaceae* (8), *Poaceae* (6), *Lamiaceae* (4), а остальные 15 семейств представлены 1—2 видами. Следует особо отметить присутствие эндемика Юго-Востока европейской части России — *Eriosynaphe longifolia*.

В разнотравно-ковылковой ассоциации, как видно из таблицы, роль луговых и корневищных видов незначительна. Однако здесь возрастает участие степных, стержнекорневых и зимнезеленых растений, что особенно характерно для более южных вариантов степей.

В связи с вышеизложенным мы склонны рассматривать данную ассоциацию как северный вариант ковылковой формации (Stipetum lessingianae). Степи данной ассоциации несколько отличаются своим видовым составом от разнотравно-ковыльных, описанных ранее А. О. Тарасовым (1971) и разнотравно-дерновиннозлаковых степей по Е. М. Лавренко (1980).

Южнее разнотравно-ковылковой степи на обширных водоразделах предсыртовой равнины на темно-каштановых почвах на высотах 60—70 м над ур. м. распространены обедненные по видовому составу (17—25 видов) бедноразнотравно-дерновиннозлаковые степи с преобладанием южных ксерофитных видов.

Растительность эталонного участка «Сухая степь» является репрезентативной для данной подзоны. Степи представлены разнообразными ассоциациями (см. рисунок): типчаково-ковылковая (Stipetum lessingianae–Festucosum valesiacae), типчаково-тырсово-ковылковая (Stipetum lessingianae–Stiposum capillatae–Festucosum valesiacae), тырсово-ковылковая (Stipetum lessingianae–Stiposum capillatae), ковылково-тырсовая (Stipetum capillatae–Stiposum lessingianae), типчаковая (Festucosum valesiacae), ковылково-типчаковая (Festucetum valesiacae–Stiposum lessingianae), типчаково-тырсовая (Stipetum capillatae–Festucosum lessingianae), тырсово-ковылково-типчаковая (Festucetum valesiacae–Stiposum valesiacae–Stiposum capillatae) и типчаково-полынковая (Festucosum valesiacae–Artemisietum austriacae).

Такое разнообразие ассоциаций можно объяснить, с одной стороны, наличием форм микро- и мезо-рельефа, различием в увлажнении западин и выровненных поверхностей и, как следствие этого, чередованием почвенных разностей, с другой — вероятно, антропогенной нарушенностью растительности (отмечена слабая и средняя степени). Основной группой ассоциаций, формирующей растительный покров сухой степи, является группа типчаково-ковылковых ассоциаций, объединенная на основе сходства доминантов в ковылковую формацию (Stipetum lessingianae). Одной из коренных ассоциаций ковылковой формации является типчаково-ковылковая (см. таблицу). В ней зарегистрировано более 60 видов цветковых растений, но из них только 17—25 встречаются в конкретных описаниях. Доминируют в основном ксерофитные дерновинные злаки — *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca* и реже — *S. capillata*, что в большинстве случаев придает полидоминантный характер большинству сообществ. Общее проективное покрытие составляет от 50 до 60 %, а истинное колеблется в пределах от 30 до 45. На долю злаков приходится до 40—50 %. Что же касается разнотравья, то оно не слишком многочисленно и разнообразно и представлено в основном степными видами (70 %). Преобладают многолетние, длительновегетирующие и стержнекорневые растения (*Achillea nobilis*, *Astragalus onobrychis*, *A. testiculatus*, *Centaurea adpressa*, *C. diffusa*, *Dianthus deltoides*, *Onosma polychroma*, *Salvia tesquicola*, *Silene wolgensis*, *Tragopogon podolicus* и др.). Большинство из них характеризуется осенним отрастанием побегов. Меньшую роль как в количественном, так и в фитоценотическом отношении играют коротковегетирующие виды — эфемероиды (*Ornithogalum fisherianum*, *Tulipa gesneriana* и др.) и однолетники(*Alyssum desertorum*, *Ceratocarpus arenarius*, *Ehinopsilon sedoides*, *Gypsophila muralis* и др.). Количество таких видов по сравнению с разнотравно-ковылковой степью несколько увеличилось.

Период максимального развития сообщества приходится на вторую половину мая и июнь в связи с летним максимумом осадков. В июне кривая вегетации точно так же, как и в степях северного Казахстана, достигает своего пика (Борисова, 1962, 1965, 1972) и лишь в середине июля начинается ее постепенный спад, когда у большинства видов растений наблюдается подсыхание и отмирание вегетативных органов. Все это происходит на фоне активного состояния генеративной сферы. Так, в конце июля и начале августа 1996 г. нами было отмечено цветение у 38 видов растений (*Achillea nobilis*, *Centaurea biebersteinii*, *Conyza canadensis*, *Dianthus deltoides*, *Echinopsilon sedoides*, *Eryngium planum*, *Euphorbia virgata*, *Falcaria vulgaris*, *Galium verum*, *Limonium gmelinii*, *Linaria vulgaris*, *Medicago falcata*, *Salvia tesquicola*, *Silene uolgensis*, *Stipa capillata* и др.). Это приводит к непрерывно активному состоянию видов в сообществе в летний период. В связи с вышеизложенным мы не считаем правомочным выделение «летнего полупокоя» по Е. М. Лавренко и др. (1991).

Тырсовники (Stipeta capillatae) как отдельную формацию мы не выделяем, хотя Л. Е. Родин (1933) указывал на то, что они занимают обширные площади на предсыртовых равнинах на высотах от 70 до 90 м над ур. м. и на пологих вершинах сыртов. А. О. Тарасов (1968), напротив, отмечает их единичную встречаемость в Заволжье. Нами также отмечена редкая встречаемость сообществ с доминированием вида *Stipa capillata*. Чаще он выступает в роли содоминанта, предпочитая почвы более легкого механического состава и менее уплотненные, что не характерно для описываемой территории.

Как видно из рисунка, типчаково-ковылковые ассоциации чередуются с ковылково-типчаковыми, которые не уступают, а, возможно, и превосходят ковылковые. Зачастую проективное покрытие двух доминантов (*Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*) или одинаково, или характеризуется незначительной разницей в 5—10 %, поэтому уверенно отнести ту или иную группу ассоциаций к ковылковой либо типчаковой формации бывает крайне затруднительно. Экологически они практически не отличаются, возможно, вследствие того, что здесь встречаются незначительные понижения, усиливающие промачивание почвы и вызывающие тем самым некоторое засоление. Возможно, имеют значение изменения, связанные с выпасом. Различия в видовом составе сообществ также невелики. Вообще, до сих пор нет единого мнения о том, являются ли типчаковые ассоциации в этой подзоне коренными, или они производные и связаны с воздействием выпаса. Однако, как считает А. О. Тарасов (1968), сомнительно, что типчаковые ассоциации возникли на месте ковылковых под влиянием выпаса. Возможно, раньше, как и теперь, в целинной степи были распространены как ковылковые, так и типчаковые сообщества. Это предположение, как считает А. О. Тарасов (1968), основано на том, что типчак имеет широкую экологическую амплитуду, большую семенную продуктивность и высокую всхожесть семян. Это дает ему возможность заселять значительные территории, внедряясь в ковыльные сообщества и порой даже вытеснять доминирующие виды. В. В. Иванов (1958) также приводит ряд доводов в пользу выделения типчаковой формации в сухих степях: 1 — безраздельное господство типчака; 2 — значительное сокращение разнотравья; 3 — появление в сообществах степных кустарников (*Caragana frutex*); 4 — присутствие в типчаковом травостое ксерофильных полукустарничков (*Artemisia lerchiana*, *Kochia prostrata* и др.). Наши материалы подтверждают доводы вышеупомянутых авторов в пользу коренного характера типчаковых ассоциаций в сухих степях Заволжья, прежде всего потому, что в описаниях типчакового сообщества мы всегда отмечали присутствие ковылей (*Stipa capillata*, *S. lessingiana*) и иногда с достаточно высоким обилием (см. таблицу). Косвенным свидетельством коренного характера типчаковой формации, являются результаты пожара 1996 г. После пожара ковылково-типчаковое сообщество восстановилось как типчаковое (Малышева, Малаховский, 2000). Не менее характерным признаком для типчаковой формации вслед за В. В. Ивановым (1958) мы считаем присутствие в группе типчаковых ассоциаций степных кустарников (*Caragana frutex*, реже — *Spiraea hypericifolia*), которые исчезают из травостоя степи, образуя по микропонижениям своеобразные изолированные микрогруппировки (см. рисунок) размером от 1 до 100 м², как правило, на фоне ковылково-типчакового сообщества (Малышева, Малаховский, 1998). Для группы типчаковых ассоциаций также характерно присутствие в сообществах ксерофитных полукустарничков (*Artemisia lerchiana* и др.) с небольшим обилием (см. таблицу).

Таковы особенности зональной растительности степей Заволжья, которая обследована нами до широты городов Ершов—Озинки.

Растительность эталонных участков можно встретить лишь на небольших территориях Саратовского Заволжья. Основная же часть предсыртовых равнин занята производными сообществами. Наиболее распространенными из них являются типчаково-полынковые и полынково-типчаковые, а вблизи населенных пунктов преобладают эбелековые, лебедовые и другие сильно деградированные сообщества. Во флористическом списке вышеописанных формаций зарегистрировано немногим более 200 видов (весенняя флора учтена не полностью), из которых значительная часть принадлежит двудольным (более 80 %), длительновегетирующим (86), стержнекорневым (52.2) степным (74.3) видам.

Абсолютными доминантами являются *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*, а *Stipa capillata* встречается реже, но во многих ассоциациях. Для флоры отмечено более 20 семейств, а ведущими для сухих степей Заволжья являются *Asteraceae* (32 %), *Poaceae* (18), *Fabaceae* (12), *Chenopodiaceae* (8.2) и *Lamiaceae* (7). Такой спектр формаций свидетельствует о значительном участии в сухих степях видов Ирано-Туранского флористического центра (Решетникова, 2002).

Зональный характер растительности сухих степей нарушается различными элементами рельефа (балки, долины рек), где преобладает интразональная растительность. Так, на засоленных почвах надпойменной террасы р. Жестянки (см. рисунок) нами выявлен трехчленный комплекс, характеризующийся чередованием пустынно-степных сообществ, а именно белополынно-типчакового, типчаково-чернополынного и злаково-ромашникового. Микроповышения как наиболее засоленные участки занимают типчаково-чернополынные сообщества. Для них характерно относительно низкое проективное покрытие (20—40 %) и небольшое количество (13) видов (см. таблицу). Доминируют *Artemisia pauciflora*, *Festuca valesiaca*, а *Stipa lessingiana* встречается рассеянно. Единично представлены виды ксерофильного разнотравья.

Наиболее пониженные участки микрорельефа, так называемые блюдца, на террасе р. Жестянки заняты злаково-ромашниковым сообществом (см. рисунок) с обедненным видовым составом (6—10 видов) и проективным покрытием 30—40 %. Доминирует *Tanacetum achilleifolium* (см. таблицу) при постоянной встречаемости *Agropyron cristatum*, *Artemisia austriaca*, *Festuca valesiaca*. Ковыли встречаются единично.

Третье сообщество (белополынно-типчаковое) занимает наименее засоленные микроплакоры по террасе р. Жестянки (см. рисунок) и отличается более богатым видовым составом (16—20 видов) и проективным покрытием до 60 %. Микроповышения заняты *Festuca valesiaca* (обилие — cop. 3), а микропонижения — *Artemisia lerchiana*. В видовом составе этого сообщества (см. таблицу) преобладают виды ксерофильного разнотравья. Подобные почвенно-растительные комплексы широко распространены южнее, в опустыненных степях Прикаспийской низменности на светло-каштановых почвах (Новиков, 1936). В бедноразнотравно-дерновинно-злаковых степях их можно встретить только по долинам небольших речек.

Интразональной также является растительность балочного комплекса, но на картосхеме она не показана и не отражена в таблице. Балки в подзоне сухой степи являются весьма характерным элементом ландшафта, но в большинстве своем они здесь более пологие по сравнению с балками в разнотравно-дерновиннозлаковых степях. В них на смытых и намытых почвах развиваются весьма разнообразные и интересные, но очень небольшие по площади сообщества, как правило, вытянутые вдоль русла самой балки. Здесь можно говорить и о некой микропоясности, что связано с различным обводнением верхней и нижней частей балки, а также ее днища — ложбины стока. Один из наиболее характерных вариантов такой растительности следующий: верхняя часть склона, как правило, занята разнотравно-типчаковыми сообществами, а нижняя — сообществами с преобладанием злаков явно луговых — *Agrostis tenuis*, *Bromopsis riparia*, *B. inermis* и др. По дну балок чаще всего встречаются пырейно-костровые или вейниковые сообщества с участием мезофильных видов *Chartolepis intermedia*, *Lythrum salicaria*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium pratense* и др. Надо отметить, что *Chartolepis intermedia* занесен в Красную книгу Саратовской области (1996).

Значительную и все возрастающую роль (в связи с прекращением распашки) в сухих степях Саратовского Заволжья играют залежи (см. рисунок). Нам не удалось выявить направленность и скорость сукцессионных смен, но следует отметить, что большинство встреченных залежей находились на последней стадии (дерновинные злаки и немногочисленное разнотравье) восстановления, близкой к естественной растительности. Процесс восстановления степей в настоящее время широко наблюдается на всем протяжении подзоны бедноразнотравно-дерновиннозлаковых степей Заволжья.

В заключение отметим, что для зональной растительности степей Заволжья характерна средняя степень нарушенности. Сохранившиеся степи составляют 12—15 % от всей площади Саратовского Заволжья. Наблюдается определенная тенденция к восстановлению. Все это в значительной степени можно объяснить прекращением землепользования и достаточно высокой устойчивостью степей к антропогенному воздействию. Современная растительность степей Саратовского Заволжья представлена 2 подзональными вариантами: 1 — разнотравно-дерновиннозлаковые и 2 — бедноразнотравно-дерновиннозлаковые (сухие) степи. Первый вариант встречается лишь отдельными фрагментами на южных черноземах. Зональной ассоциацией здесь является разнотравно-ковылковая, где доминирует один вид ковыля — *Stipa lessingiana*. Бедноразнотравно-дерновиннозлаковая степь на темно-каштановых почвах широкой полосой идет от р. Волги и далее на восток на всем протяжении Заволжско-Казахстанской провинции. Ее зональными ассоциациями здесь являются типчаково-ковылковые и ковылково-типчаковые, а господствующими видами — *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*. Степное разнотравье проявляет значительно большее флористическое сходство с более восточными вариантами степей в Западносибирско-Казахстанском блоке провинций (Савич, 1914; Иванов, 1958, Борисова и др., 1961, 1972). Это позволяет нам высказать предположение о переходном характере степей Саратовского Заволжья от европейских к азиатским. Наконец, весьма характерным для бедноразнотравно-дерновиннозлаковых степей Заволжья в связи с некоторой засоленностью является развитие по террасам небольших речек почвенно-растительных комплексов, носящих здесь интразональный характер.

Сопоставление полученных материалов с описаниями разнотравно-дерновиннозлаковых и бедноразнотравно-дерновиннозлаковых степей у Е. М. Лавренко (1980), Л. Е. Родина (1933) и А. О. Тарасова (1968, 1971, 1977) позволило отметить некоторые изменения в современном облике растительности степей Саратовского Заволжья. Так, Л. Е. Родин (1933) и А. О. Тарасов (1968, 1971, 1977) отмечали, что в разнотравно-ковыльных (у нас — разнотравно-ковылковые) степях на южных черноземах в травостое присутствуют такие виды, как *Stipa pennata*, *S. zalesskii*, *S. tirsa*, а у Е. М. Лавренко (1980) в составе заволжско-казахстанских степей отмечено господство в ассоциациях *S. zalesskii*. Н. Н. Цвелёв (1976) указывает для заволжских степей, хотя и спорадически, присутствие *S. ucrainica*. Нами не встречено на южных черноземах ни ассоциаций с господством указанных ковылей, ни самих этих видов. Вероятно, распашка этих территорий в свое время или же выпас скота, а возможно, что и изменение климата оказали воздействие на исчезновение указанных видов рода *Stipa*. Не случайно все эти ковыли на сегодняшний день отнесены к очень редким, подверженным угрозе исчезновения видам и занесены в Красную книгу Саратовской обл. Доминирующее положение занял один наиболее засухоустойчивый вид — *S. lessingiana*. Разнотравье в сравниваемых ассоциациях, однако, практически не изменилось, а осталось таким же каким мы его встречаем в описаниях П. Палласа (цит. по: Сытин, 1997, с. 91—99) и других (Савич, 1914; Спрыгин, 1930; Келлер, 1936; Новиков, 1936; Иванов, 1958) на сопредельных территориях.

С другой стороны, нами не были встречены не только сообщества с доминированием *Leymus ramosus*, указываемые А. О. Тарасовым (1971) как весьма распространенные в Заволжье, но и сам этот вид как таковой. Отсутствие этих явно нарушенных сообществ (Лавренко и др., 1991) косвенно свидетельствует о восстановительных тенденциях в сухих степях Саратовского Заволжья.

Для сохранения степной растительности, безусловно, необходимо создание сети реально охраняемых территорий в Заволжье. Описанные нами эталонные участки формально выведены из землепользования как памятники природы областного значения, но по сути там нет никакой охраны, и они в любой момент могут быть подвергнуты сильному выпасу, что может привести к заметным изменениям степной растительности.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность крупному саратовскому флористу В. Г. Мичурину за неоценимую помощь в организации и проведении полевых исследований, а также консультаций по флоре и посвящают эту статью его светлой памяти.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бегучев П. П. Заволжье в ботанико-географическом отношении // Нижневолжское обл. науч. общ-во краеведения Саратов, 1920. Вып. 35. Ч. 4. 35 с.

Борисова И. В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геобот.). 1965. Вып. 17. С. 64—96.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5—94.

Борисова И. В., Исаченко Т. И. и др. Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-фитоценотическим группам // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геобот.). 1961. Вып. 13. С. 487—514.

Быков Б. А. Экологический словарь. Алма-Ата, 1988. 246 с.

Грибова С. А., Исаченко Т. И. Картирование растительности // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 137—330.

Иванов В. В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л., 1958. 278 с.

Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы. М. 1 : 2 500 000 / Отв. ред. С. А. Грибова, Р. Нейхейсл. 1989.

Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных стран». М. 1 : 8 000 000 / Отв. ред. Г. Н. Огуреева. 1999.

Келлер Б. А. Краткий вводный очерк растительности // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом. М.; Л., 1936. Т. 1. С. 45—73.

Красная книга Саратовской области / Под ред. В. С. Белова. Саратов, 1996. 263 с.

Лавренко Е. М. Степи // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 203—272.

Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л., 1991. 142 с.

Малышева Г. С., Малаховский П. Д. Кустарниковые степи Саратовского Заволжья // Аридные экосистемы. М., 1998. Т. 4. № 8. С. 118—127.

Малышева Г. С., Малаховский П. Д. Пожары и их влияние на растительность сухих степей // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 96—103.

Маттисен А. Е. К агроклиматическому районированию Нижнего Поволжья // Уч. зап. Саратовск. ун-та. 1959. Т. 72. Вып. географ. С. 41—48.

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийской фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 23—30.

Новиков Г. Н. Растительно-почвенные комплексы северной части Каспийской равнины, их типы и происхождение // Растительность Каспийской низменности между Волгой и Уралом / Под ред. Б. А. Келлера. М.; Л., 1936. Т. 1. С. 75—176.

Почвенная карта Саратовской области. М. 1 : 300 000 / Под ред. Е. М. Цвылева. Саратов, 1985.

Решетникова Т. Б. Некоторые особенности флоры и растительности Перелюбского района Саратовской области // Бюл. Бот. сада Саратовск. гос. ун-та. Саратов, 2002. Вып. 1. С. 15—18.

Родин Л. Е. Типы степей Нижнего Заволжья // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 4. С. 299—306.

Савич В. М. «Борбасъ»: Наурзумскія ковыльные степи Арало-Ишимскаго водораздела. Отд. оттиск из Изв. Императорскаго Бот. сада. 1914. Т. 14. Вып. 1—2. С. 1—41.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 172 с.

Смирнов Л. А. Комплексы растительного покрова Заволжья и пути их эволюции // Советская ботаника. 1935. № 5. С. 81—88.

Спрыгин И. И. Растительный покров Средне-Волжского края. Самара, 1930. 66 с.

Сытин А. К. Петр Симон Паллас — ботаник. М., 1997. С. 91—99.

Тарасов А. О. Растительность, зоны, геоботанические районы // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 7—56.

Тарасов А. О. К вопросу о генезисе флоры и зональной растительности Южного Заволжья. Саратов, 1971. 66 с.

Тарасов А. О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. Саратов, 1977. 24 с.

Тарасов А. О. Структура растительного покрова Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 23—25.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Шабанов М. А. Физико-географические районы Заволжской сыртовой равнины // Уч. зап. Саратовск. ун-та. 1959. Т. 72. Вып. геогр. С. 53—59.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 447 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The large areas of Saratov Transvolga syrt apron plains are presented by subzonal variants of dry steppes. They are practically ploughed up nowadays, or used as pastures. No more than 12—15 % of the steppes are intact. It should be noticed however, that more and more fallow lands appear on plakors, which were ploughed up earlier, many of them being in the last grass stage of reestablishment. Owing to great diversity of landscapes, soils and degree of anthropogenic disturbance, a considerable variety of zonal associations are observed. Separate fragments of Stipetum- Mictoherbosum associations thrive on southern chernozems, and Stipetum lessingianae–Festucetum valesiacae and Festucetum valesiacae–Stipetum lessingianae associations with shrub communities are wider spread on dark chestnut and chestnut soils. Complexes of xerophytic dwarf semishrubs (*Artemisia lerchiana*, *A. pauciflora* and *Tanacetum achilleifolium*) are recorded on salty soils. Absolute dominants of these steppes are *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*; *Stipa capillata* occurs sparser.

УДК 502.75 : 582.842.2 (571.1/.5) + 581.522 Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© Т. В. Елисафенко, Г. П. Семенова

СТРАТЕГИЯ ЖИЗНИ РЕДКИХ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*) В КУЛЬТУРЕ

T. V. ELISAFENKO, G. P. SEMENOVA. THE LIFE STRATEGY OF RARE SIBERIAN SPECIES OF *VIOLA* (*VIOLACEAE*) UNDER CULTIVATION

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Тел.(3839) 395567
Факс (3832) 301986
E-mail: tveli@csbg.nsc.ru
Поступила 20.02.2003
Окончательный вариант получен 23.12.2003

Исследовали 4 редких сибирских вида: *Viola alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana* (соотношение вегетативной и генеративной сферы, онтогенез, ритм сезонного развития, особенности семенного размножения, морозостойкость и зимостойкость растений, устойчивость к болезням и вредителям, агрессивность вида, жизненное состояние популяций). Выделили критерии для определения стратегии жизни видов рода *Viola* в культуре. Изученные виды рода *Viola* в районе интродукции (г. Новосибирск) находятся в диапазоне своей экологической нормы, в условиях культуры формируется стратегия жизни, сочетающая свойства эксплерентов и ценотических патиентов. Все виды являются перспективными для интродукции в Западной Сибири.

Ключевые слова: стратегия жизни, интродукция, онтогенез, хазмогамные и клейстогамные цветки, *Viola*.

Во второй половине XX в. происходящие в биосфере изменения грозят невосполнимыми потерями видов и популяций. Для ряда видов, чье существование в природных условиях по ряду причин стало невозможным, существование в условиях интродукции может оказаться единственным способом сохранения. Интродукция в ботанических садах — одно из мероприятий по сохранению видов. Длительное существование вида в условиях культуры обусловливает формирование особой стратегии жизни вида, по-видимому, отличающейся от стратегии жизни в природных условиях. Изучение стратегии жизни позволяет разработать мероприятия для сохранения вида в культуре и расширения культигенного ареала.

Объекты исследования — *Viola alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *V. dactyloides* Schult., *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz. включены в региональный список «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980), *V. incisa* — в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). *V. alexandrowiana*, *V. incisa* и *V. ircutiana* имеют статус государственной охраны, *V. dactyloides* — статус местной охраны. *V. alexandrowiana* — эндемик Центральной Сибири с дизъюнктивным ареалом (Юзепчук, 1949). *V. dactyloides* — третичный реликт с восточноазиатским ареалом (Ревердатто, 1940), *V. incisa* — эндемик Южной Сибири с дизъюнктивным ареалом (Зуев, 1996). *V. ircutiana* — эндемик Прибайкалья (Иванова, 1988).

Все исследованные виды интродуцированы в Центральном сибирском ботаническом саду (ЦСБС) (г. Новосибирск) с 1979 г. (Семенова, 1993): *V. alexandrowiana* из Иркутской обл. и Бурятии, *V. dactyloides* из Якутии, *V. incisa* из Красноярского края, *V. ircutiana* из Иркутской обл. Изученные виды можно успешно интродуцировать в условиях умеренно-теплого недостаточно увлажненного природного района, к которому относится г. Новосибирск. Этому способствует относительно небольшое отличие климатических условий района интродукции от условий природного места произрастания, их биологические особенности и сочетание автогамии и ксеногамии.

До сих пор были известны результаты интродукции только *V. dactyloides* в Якутии и на Дальнем Востоке. Так, Н. С. Данилова (1993) относит этот вид к перспективным для интродукции в Якутском ботаническом саду, а В. Н. Стародубцев (1980) указывает на успешную акклиматизацию вида в условиях культуры на Дальнем Востоке. Нами проведены исследования интродукционных популяций, находящихся в культуре в ЦСБС более 10 лет: *V. alexandrowiana* — 18 лет, *V. dactyloides* — 19, *V. incisa* — 15 и *V. ircutiana* — 12. Интродукционной популяцией мы считаем популяцию, сформированную в условиях культуры, независимо от того находится район интродукции в пределах ареала вида или нет.

Под стратегией жизни понимают «совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах» (Работнов, 1978). Стратегию жизни мы определяли по общему поведению растений и комплексу признаков, важнейшими из которых являются переход растений в генеративный период и способность к самовозобновлению. Мы выделили следующие критерии для изученных нами видов: 1) соотношение вегетативной и репродуктивной сферы; 2) темп онтогенеза, продолжительность большого жизненного цикла; 3) устойчивость ритмики сезонного развития; 4) жизненное состояние популяции, которое включает мощность растения, интенсивность отпада особей в прегенеративном периоде онтогенеза, возрастной спектр популяции, плотность и численность особей в популяции, морозостойкость, зимостойкость; 5) семенное размножение, которое включает темп размножения, урожай семян в популяции, наличие самосева, качество семян (грунтовая и лабораторная всхожесть, жизнеспособность семян при длительном хранении); 6) устойчивость к болезням и вредителям; 7) агрессивность вида в условиях интродукции.

При изучении интродукционных популяций исследованных видов рода *Viola* использовали ценопопуляционно-онтогенетический метод, предложенный Т. А. Работновым (1950), развитый школой А. А. Уранова (Ценопопуляция..., 1976; Заугольнова и др., 1988), сравнительный экспериментально-онтогенетический метод исследования, разработанный И. Г. Серебряковым и Т. И. Серебряковой (1972), метод полевого опыта (Доспехов, 1972), фенологический метод (Бейдеман, 1974). Схему большого жизненного цикла анализировали по методу, предложенному Л. А. Жуковой (1983). При определении жизненной формы растений использовали классификацию для рода *Viola* Т. И. Серебряковой и Т. В. Богомоловой (1984). Для определения жизненного состояния популяции брали 10—20 средневозрастных генеративных особей. Определяли мощность вегетативной и генеративной сферы (Заугольнова и др., 1988). При описании мощности растения учитывали высоту растения, максимальный диаметр надземной части, число побегов второго порядка, число цветков, плодов, листьев, размер самого крупного листа. Плотность популяции определяли закладкой малых площадок 15 × 15 см по диагонали делянки в 10 повторностях. В 1993 г. подсчет численности проводили с учетом разделения особей по возрастным состояниям. Возрастной спектр в работе выражен в процентах от общего числа особей. При изучении семенной продуктивности, морфологии плодов и семян, определения качества семян использовали «Методические указания по семеноведению» (1980). Для обработки полученных результатов использовали метод вариационной статистики при 20-кратной повторности. Определяли M — среднюю арифметическую, ± m — ее ошибку, V — коэффициент вариации, $t_{0.5}$ — критерий Стьюдента при 95 %-м уровне вероятности (5 %-м уровне значимости) (Плохинский, 1980).

Результаты и обсуждение

Соотношение вегетативной и репродуктивной сферы

Все исследованные виды в условиях интродукции являются многолетними травянистыми растениями, розеточными короткокорневищными гемикриптофитами. По классификации моделей побегообразования изученные виды относятся к двухосным моноподиальным розеточным растениям с полициклическими розеточными побегами (Серебрякова, Богомолова, 1984). У *V. alexandrowiana* и *V. ircutiana* ветвление обильное (более 5 побегов второго порядка), у *V. incisa* и *V. dactyloides* — менее обильное (менее 5 побегов). У *V. alexandrowiana* и *V. ircutiana* боковые побеги образуются из пазушных почек с 1-го года жизни, у *V. dactyloides* и *V. incisa* — со 2-го года жизни. У средневозрастных генеративных растений возможно появление побегов 3 и 4-го порядков. При повреждении главного побега спящие почки на корневище становятся почками возобновления. Генеративные растения — многолетние поликарпики. У изученных видов, по классификации W. Troll (1964), соцветие — фрондозная кисть, встроенная в скелетную ось; соцветие — полителическое, интеркалярное. Все виды — многолетние поликарпики, имеют 2 типа цветка — хазмогамные и клейстогамные (Елисафенко, 1998; 2001б). Хазмогамные цветки закладываются во второй половине лета — начале осени. Зачатки листьев и цветков перезимовывают и развиваются до фазы цветения весной. При теплой осенней погоде хазмогамные цветки могут появиться в пазухах листьев летне-осенней генерации. Недоразвитые осенние листья будут представлять листья весенней генерации. Клейстогамные цветки закладываются в течение всего вегетационного периода. Хазмогамные цветки приспособлены к энтомофильному опылению, клейстогамные обеспечивают автогамию. Редукция органов цветка в клейстогамном типе приводит к экономии ресурсов растения при цветении и опылении. Сочетание ксеногамии и автогамии обеспечивает выживание видов при изменении условий обитания в историческом прошлом и при интродукции в настоящее время.

Темп онтогенеза, продолжительность большого жизненного цикла

К концу 1-го года только у *V. ircutiana* 100 % растений перешли в генеративное состояние, у *V. incisa* — 85, у *V. alexandrowiana* — 70, у *V. dactyloides* — 41. Цветки

ТАБЛИЦА 1

Продолжительность возрастных состояний и большого жизненного цикла у видов рода *Viola* (экспозиция ботанического сада, г. Новосибирск)

Возрастной период	Возрастное состояние	Виды			
		V. alexandrowiana	*V. dactyloides*	*V. incisa*	*V. ircutiana*
		M ± m			
Прегенеративный, дни	Проростки	16.63 ± 1.62	28.57 ± 2.03	13.94 ± 1.22	20.3 ± 2.01
	Ювенильное	12.57 ± 0.62	16.6 ± 1.01	24.25 ± 1.11	21.17 ± 2.68
	Виргинильное	11.6 ± 1.94	15.63 ± 2.73	14.50 ± 2.10	9.00 ± 1.96
Генеративный	Молодое	90 дней	1—2 года	1—2 года	90 дней
	Средневозрастное, лет	2—6	2—4	2—6	2—3
	Старое, лет	1—3	1—3	1—3	1—2
Постгенеративный, лет	Субсенильное, лет	1—2	1—2	1—2	1—2
Большой жизненный цикл, лет		9	5—7	7	5—6

Примечание. M — средняя арифметическая, ±m — ее ошибка.

образуются в пазухах листьев, начиная с 3 или 4-го листа. Те особи, которые прошли прегенеративный период за одну вегетацию имеют от 5—6 (*V. alexandrowiana*, *V. ircutiana*) до 7—8 (*V. dactyloides*, *V. incisa*) листьев. Цветение у таких особей начинается с клейстогамных цветков в 1-й год жизни на 40—60-й день после прорастания семян (табл. 1).

Большой жизненный цикл определяли как совокупность всех последовательных фаз развития растения от семени до отмирания. По литературным данным, для видов рода *Viola* при интродукции отмечается сокращение продолжительности большого жизненного цикла (Стародубцев, 1980; Семенова, 1991). Для изученных видов в условиях культуры характерен непродолжительный большой жизненный цикл до 9 лет и ускоренный онтогенез. Ювенильная и виргинильная стадии сближены настолько, что не выделяются имматурные особи. Наблюдается реверсия, представленная неглубоким омоложением — переходом из состояния старого генеративного растения в состояние молодого генеративного растения. Возможно и ускоренное развитие в генеративном периоде — переход из состояния молодого генеративного растения в состояние старого генеративного растения.

Несомненно, такой онтогенез у изученных видов связан с внутрипопуляционной и межвидовой конкуренцией в природе. Ускоренный онтогенез позволяет в условиях межвидовой конкуренции при низкой конкурентоспособности видов за 1 вегетационный сезон пройти прегенеративный период и перейти в генеративный. Реверсия и ускоренное развитие являются следствием увеличения плотности популяции за короткий промежуток времени (непрерывное поступление семян в почву с июня по октябрь и прорастание семян с июня по сентябрь).

Устойчивость ритмики сезонного развития

Виды являются длительновегетирующими с весенне-осенним хазмогамным цветением и весенне-летне-осенним клейстогамным цветением. Плодоношение хазмогамных цветков непосредственно зависит от биотических и абиотических факторов, плодоношение клейстогамных цветков зависит от этих факторов незначительно, в связи с тем, что гинецей защищен плотно сомкнутыми чашелистиками. Сочетание ксеногамии и автогамии у изученных видов позволило расширить зону толерантности видов к экологическим факторам.

В условиях интродукции все изученные виды проходят все фенологические фазы. Многолетние фенологические наблюдения за видами рода *Viola* в условиях интродукции показали, что феноритмы данных видов относятся к устойчивому типу по классификации Н. А. Аврорина (1956).

Жизненное состояние популяций

Жизненное состояние популяций определяли по ряду признаков на разновозрастных популяциях. Многолетние популяции представляют собой самоподдерживающиеся популяции, с проективным покрытием близким к 100 %. Молодые популяции 2-го и 3-го года жизни созданы посевом или пересадкой растений с проективным покрытием 30—60 % на участках с разными условиями освещения. Сравнительный анализ жизненного состояния средневозрастных генеративных особей показал: на затененных участках жизненное состояние интродукционных популяций 3-го года жизни значительно ниже, чем 2-го и многолетних на открытых участках, особи подавлены почти по всем признакам у всех видов (табл. 2). Особи, пересаженные в молодом генеративном состоянии в 1-й год жизни, на 2-й год имели значительно меньшую мощность, чем не пересаженные растения этого возраста. Влияние пересадки сказывается по всем признакам. Наиболее уязвимый вид *V. ircutiana*, наименее — *V. dactyloides*, причем длина листа у всех видов пересаженных особей меньше в 1.7—1.9 раза. *V. incisa* — наиболее устойчивый вид. Мощность растений иркутской природной популяции *V. alexandrowiana* (Семенова, Иванова, 1988) почти по всем параметрам уступают растениям многолетней интродукционной популяции. Растения читинской природной популяции *V. dactyloides* (Семенова, Иванова, 1988), хотя более низкорослые, более мелколистные, чем растения в условиях культуры, но число листьев у них в 4 раза больше. Мощность особей *V. ircutiana* в условиях культуры практически не отличается от иркутской природной популяции.

Изученным видам свойственны мощность побеговой и корневой систем и быстрое завершение онтогенеза, что уже отмечалось Л. Б. Заугольновой с соавт. (1988) для природных популяций с высоким уровнем жизненности.

Интенсивность отпада особей в прегенеративном периоде онтогенеза

При посеве 2000 семян на 8 м^2 в 1994 г. популяция в июле следующего года была представлена ювенильными растениями в количестве от 141 (*V. ircutiana*) до 262 (*V. incisa*) (табл. 3). Смертность особей за 1-й год жизни составила от 11.35 (*V. ircutiana*) до 19.05 % (*V. dactyloides*). На 2-й год жизни популяция была представлена проростками, ювенильными, виргинильными, молодыми и средневозрастными генеративными растениями. Плотность популяции составила от 262 (*V. incisa*) до 596 (*V. alexandrowiana*) особей/м^2.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика средневозрастных генеративных растений разновозрастных интродукционных популяций видов рода *Viola* (экспозиция ботанического сада, г. Новосибирск)

Возраст популяции, лет	Дата подсчета	Высота, см				Максимальный диаметр надземной части, см		Число						Самый крупный лист, см					
		по листьям		по плодам				листьев		цветков и плодов		побегов второго порядка		длина черешка		листовая пластинка			
																длина		ширина	
		M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %	M	V, %
V. alexandrowiana, иркутская популяция																			
2	22.07.1996	14.8	15	11.5	19	29.9	17	126.3	32	93.4	37	11.0	28	7.5	18	8.3	9	4.8	9
3	18.06.1996	8.5	24	5.8	30	14.8	9	13.3	65	7.5	38	1.1	29	4.7	24	5.0	9	3.0	16
16	12.06.1995	6.9	30	—	—	—	—	9.9	21	4.6	18	2.4	40	4.1	29	5.2	14	3.4	17
V. dactyloides																			
2	24.07.1996	17.7	21	4.7	58	23.9	27	22.5	48	14.0	63	1.9	53	11.7	20	8.2	37	13.1	30
3	27.07.1996	16.4	14	4.1	21	14.6	15	4.3	19	4.2	30	1.0	0	12.3	9	5.9	17	10.4	27
16	12.06.1995	15.5	17	—	—	—	—	5.5	41	3.8	39	2.0	39	12.1	22	6.1	18	10.0	28
V. incisa																			
2	24.07.1996	21.3	15	20.1	17	29.2	22	36.2	56	32.1	64	3.8	17	12.6	23	8.4	16	8.2	18
3	27.07.1996	16.8	12	12.6	21	24.2	32	7.0	39	4.7	32	0.0	0	16.3	15	7.1	14	6.4	12
16	12.06.1995	14.4	13	—	—	—	—	7.4	51	4.3	44	2.0	41	9.4	12	6.4	16	5.0	14
V. ircutiana																			
2	18.06.1996	12.0	16	6.1	16	23.2	16	104.7	40	65.8	36	7.4	34	5.6	25	5.7	19	5.1	17
3	27.07.1996	3.3	14	1.5	67	7.3	21	—	—	3.6	36	1.0	0	2.0	20	2.3	17	2.2	10

Примечание. M — средняя арифметическая, V — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 3

Смертность растений в первые годы жизни и характеристика зимостойкости видов *Viola* (экспозиция ботанического сада, г. Новосибирск)

Виды	Число посеянных семян	Число особей		Смертность, %
		04.07.1994	28.08.1995	
V. alexandrowiana, иркутская популяция	2000	200	166	17.00
V. alexandrowiana, бурятская популяция	2000	173	144	16.76
V. dactyloides	2000	189	153	19.05
V. incisa	2000	262	230	12.21
V. ircutiana	2000	141	125	11.35

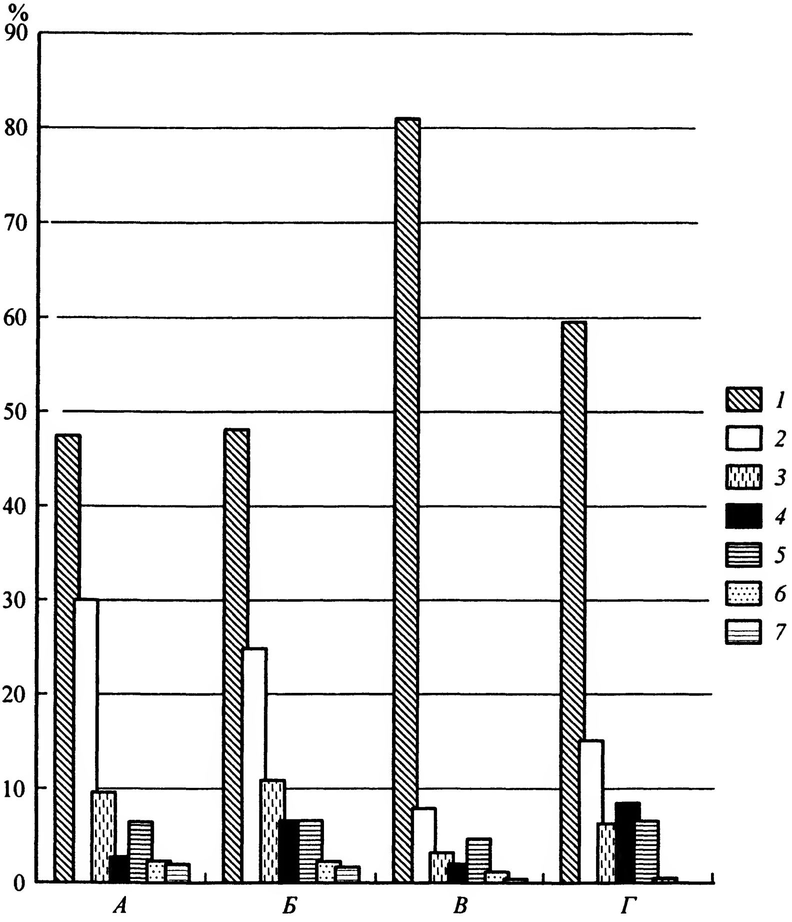
ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды	Число особей 24.05.1996		Число особей 18.06.1996		
	всего	А	всего	в том числе, %	
				отросших	перезимовавших
V. alexandrowiana, иркутская популяция	105	63.25	117	10.26	70.48
V. alexandrowiana, бурятская популяция	40	27.78	62	35.48	43.06
V. dactyloides	105	68.63	127	17.32	68.63
V. incisa	88	38.26	174	49.43	75.65
V. ircutiana	56	44.80	84	33.33	67.20

Примечание. А — доля перезимовавших и неповрежденных особей.

Возрастной спектр популяции

Возрастной спектр многолетней интродукционной популяции позволяет определить уровень состояния вида в условиях культуры. Возрастной спектр изучали у *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides* и *V. incisa*. У *V. incisa* рассматривали 2 популяции в разных условиях освещения. У *V. ircutiana* многолетние популяции отсутствовали, так как вид, являясь мигрантом, через 3—4 года покидал делянку. Многолетние интродукционные популяции указанных выше 3 видов полночленные, т. е. способны к самоподдержанию семенным путем (см. рисунок). По классификации Т. А. Работнова (1978), возрастной спектр многолетних популяций является левосторонним, т. е. особи прегенеративного периода представляют значительную часть популяций. У *V. alexandrowiana* и *V. dactyloides* проростки составляют почти половину популяции, у *V. incisa* — бóльшую часть популяции. На открытых солнечных участках популяции *V. incisa* 81 % — проростки. На затененных участках популяция состоит на 60 % из особей этого возрастного состояния и характерно увеличение доли последующих возрастных состояний. Вероятно, это связано с особенностями биологии прорастания семян (благоприятно яркое освещение и высокая температура). Левосторонний возрастной спектр характерен для популяций с интенсивным возобновлением, большим отпадом особей на начальных этапах развития или при переходе во взрослое состояние (Заугольнова и др., 1988). У изученных видов ко 2 году жизни погибает 1/3 популяции.



Возрастной спектр интродукционных популяций видов рода *Viola* L. (экспозиция ботанического сада, г. Новосибирск, 27.06.1996 г.).

1 — проростки (*pl*), *2* — растения: ювенильные (*j*), *3* — виргинильные (*v*), *4* — молодые генеративные (g_1), *5* — средневозрастные генеративные (g_2), *6* — старые генеративные (g_3), *7* — субсенильные (*ss*) по: Л. Б. Заугольнова и др. (1988). *А* — *V. alexandrowiana*, *Б* — *V. dactyloides*, *В* — *V. ircutiana*, *Г* — *V. incisa*. *А—В* — популяции на открытых солнечных делянках, *Г* — популяция на затененном участке. По оси абсцисс — доля от общего числа особей, %.

Морозостойкость, зимостойкость

Все исследованные виды относятся к группе раноначинающих и позднооканчивающих вегетацию растений по классификации П. И. Лапина и С. В. Сидневой (1968). Виды неморозостойкие, при заморозках повреждаются в основном хазмогамные бутоны и цветки, поврежденные растения отрастают за счет спящих почек. Молодые растения (1—2-го года жизни) более морозостойкие, чем более старые растения. *V. incisa*, хотя и наименее морозостойкая, но обладает наибольшей способностью к отрастанию. *V. dactyloides* наиболее морозостойкая, это же свойство отметила Н. С. Данилова (1993) для этого вида в условиях интродукции в Якутии.

После перезимовки растений 1-го года жизни в фазу вегетации после схода снега вступили от 28 (*V. alexandrowiana*, бурятская популяция) до 68 % (*V. dactyloides*) особей (табл. 3). Однако через месяц наблюдалось отрастание поврежденных растений за счет пазушных почек возобновления и спящих почек на корневище. В результате смертность особей в популяции от предыдущего года составила от 24 (*V. incisa*) до 60 % (*V. alexandrowiana*, бурятская популяция).

Для оценки приживаемости растений молодые генеративные растения в 1-й год жизни пересадили осенью. На следующий год смертность особей 2-го года жизни составила от 4 (*V. incisa*) до 63 % (*V. alexandrowiana*, иркутская популяция). На 3-й год жизни только у *V. alexandrowiana* смертность особей значительно снизилась (до 9 %), у остальных видов смертность увеличилась на 4 (*V. incisa*) — 18 % (*V. dactyloides*). В результате за 2 года только у *V. incisa* погибло 10 % особей, у остальных видов популяция уменьшилась в 2 раза. Весной наблюдается выпирание корневища над почвой. Особенно это характерно для пересаженных растений осенью, так как не успевают сформироваться новые придаточные корни, и если растения не замульчировать или окучить весной, то почки возобновления погибают, и регенеративная способность особи будет зависеть только от количества и мощности спящих почек.

Семенное размножение

При семенном самоподдержании пополнение фракции взрослых растений зависит от уровня семенной продуктивности и урожая семян, появления самосева в популяции. Длительное плодоношение клейстогамных (самоопыляемых) цветков и незначительное влияние погодных условий на их плодоношение обеспечивают высокую семенную продуктивность у исследованных видов. Коэффициент завязывания семян в плоде составляет более 50 %. Семенная продуктивность у растений иркутской природной популяции *V. alexandrowiana* (Семенова, Иванова, 1988) меньше, чем у растений нашей интродукционной популяции. Растения *V. dactyloides* читинской природной популяции (Семенова, Иванова, 1988), хотя и имеют коэффициент завязывания семян на 10—15 % выше, чем в условиях культуры, но число плодов в 3 раза меньше, в плоде на 10—13 семян и семязачатков меньше. Число семян и коэффициент завязывания семян в плоде у особей *V. ircutiana* в условиях культуры незначительно отличается от иркутской природной популяции.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика самоподдержания интродукционных популяций видов *Viola* (экспозиция ботанического сада, г. Новосибирск)

Виды	Число особей на 1 м²				Число			
	Генеративных	Генеративных и вегетативных			Плодов за 1995 г на особь	Семян		
	28.08.1995	24.05.1996	27.06.1996	прирост		в плоде	за 1995 г. на особь	на 1 м²
V. alexandrowiana, иркутская популяция	14.53	13.13	596.43	583.31	17.62	35.5	625.51	9086
V. dactyloides	8.10	13.13	325.11	311.99	6.58	24.22	159.37	1291
V. incisa	24.33	11.00	261.96	250.96	5.19	33.40	173.35	4217
V. ircutiana	3.36	7.00	416.33	409.33	19.56	33.95	664.06	2231

Осенью 1994 г. на чистых делянках, площадью 8 м^2 мы посеяли 2000 семян каждого вида. В 1995 г. подсчитали семенную продуктивность на 20 модельных особях за период плодоношения. Это позволило определить урожай семян в популяции. Максимальный урожай имела иркутская популяция *V. alexandrowiana* (9086 шт. семян/м^2), минимальную — *V. dactyloides* (1291 шт. семян/м^2) (табл. 4). Долговременное плодоношение клейстогамных цветков способствует постоянному пополнению запаса семян в почве.

Наличие самосева

Для изученных видов характерен массовый самосев. В 1996 г. диссеминация началась 24 июня, а проростки от самосева отмечены с 5 июля у всех видов. При благоприятных погодных условиях (высокая температура, умеренная влажность) семена от самосева прорастают с июня по сентябрь.

Качество семян (грунтовая и лабораторная всхожесть)

В лабораторных условиях начало прорастания семян не зависело от типа цветка и срока сбора. У *V. alexandrowiana*, бурятская популяция, семена прорастали на 23-й день, *V. incisa* — на 12-й день, у всех остальных — на 5—7-й день (Елисафенко, 2001а). Для всех видов характерно растянутое прорастание. *V. dactyloides* потребовалось 16 дней, остальным — 31—33. Максимальную лабораторную всхожесть имели семена *V. dactyloides* (73—98 %) и *V. ircutiana* (93—99 %), у *V. alexandrowiana* всхожесть семян варьировала от 17 до 58 %, для *V. incisa* Г. П. Семенова (1991) отметила высокую лабораторную всхожесть — более 80 %. Наибольшую грунтовую всхожесть показала *V. incisa* (16—26 %), наименьшую *V. ircutiana* (7—14 %).

Жизнеспособность семян при длительном хранении

Продолжительность сохранения жизнеспособности семян в почве влияет на самоподдержание популяций в интродукции. Семена исследованных видов способны длительное время сохранять свою жизнеспособность в комнатных условиях: *V. alexandrowiana* в течение 4 лет, *V. dactyloides* — 6, *V. incisa* — 7, *V. ircutiana* — 3 (Семенова, 1995). Следовательно, для этих видов, вероятно, характерен значительный запас семян в почве.

Устойчивость к болезням и вредителям

Н. С. Данилова (1993) отметила для *V. dactyloides* устойчивость к болезням. По нашим наблюдениям, листья *V. dactyloides* повреждаются грибами рода *Botrytis* со второй половины лета, образуя серую гниль (Болезни..., 1990). Вероятно, влияет повышенная влажность района интродукции по сравнению с Якутией. У остальных видов не отмечены какие-либо заболевания. У *V. incisa* и *V. ircutiana* хазмогамные цветки повреждаются насекомыми (прогрызают шпорец). У *V. incisa* в клейстогамных цветках внутри завязи откладывают яйца долгоносики, семена служат пищей для личинок. Семена видов рода *Viola* охотно поедаются бурундуками (Семенова, 1991). У *V. dactyloides* бутоны и клейстогамные цветки поедаются в почве беспозвоночными. Исследованные виды подвержены вытаптыванию, при значительном повреждении корневища отрастания не происходит. Также растениям наносят вред подземнороющие животные, особенно в начале онтогенеза, а так как у изученных видов поверхностная корневая система, то корневище, в результате их деятельности, оказываются над поверхностью почвы, и растение или почки возобновления погибают.

Агрессивность вида в условиях интродукции

Изучаемые виды по типу распространения семян относятся к диплохорам (баллисты и мирмекохоры) (Beattie, Lyons, 1975). При высыхании плод — коробочка растрескивается на 3 части, каждая часть состоит из 2 створок, которые после растрескивания коробочки сразу же схлопываются с разбрасыванием семян. Наибольшую дальность полета семян от клейстогамных цветков показали крупноплодные виды: *V. dactyloides* и *V. incisa* (до 3.54 м). У мелкоплодных видов (*V. alexandrowiana* и *V. ircutiana*) семена рассеивались до 2.5 м. A. J. Beattie и N. Lyons (1975) отмечали, что семена от плодов хазмогамных цветков американских видов рода *Viola* распространяются в 1.5—2 раза дальше, чем от клейстогамных цветков.

На семенах имеется привлекающий муравьев присемянник типа элайосомы, который относится к ариллоидам.

Г. Бекер (1965, цит. по: Головкин, 1988) отметил 14 признаков, характерных для идеального сорняка, 8 из них присущи изученным видам в условиях интродукции. Отметим такие признаки, как фракционное, растянутое прорастание семян, быстрый рост проростков, быстрый переход из прегенеративного периода в генеративный, непрерывное производство семян, самоопыление, высокая семенная продуктивность, плодоношение в широком диапазоне экологических условий, высокая толерантность к климатическим условиям, специализация к распространению диаспор на длинные и короткие расстояния. Это указывает на склонность изученных видов рода *Viola* к сорничеству, однако, из-за низкой конкурентоспособности их нельзя отнести к идеальным сорнякам.

По классификации продукционной стратегии Грайма (1979, цит. по: Злобин, 1989) все изученные нами виды можно отнести к рудералам — быстрорастущие растения с коротким жизненным циклом и высокой семенной продуктивностью. Это виды неустойчивые в конкурентном отношении, но обладающие высоким продукционным потенциалом. Опираясь на работы по стратегии жизни видов, основанные на популяционном поведении видов в различных экотопических условиях, параллельно учитывая биологию и экологию видов (Раменский, 1935; Работнов, 1978; Юрцев, 1986; Заугольнова и др., 1992), исследованные виды рода *Viola* можно отнести к эксплерентам — видам, быстро реагирующим на нарушения окружающей среды. Л. Б. Заугольнова с соавт. (1992) выделила среди редких растений 3 функциональных типа на основе концепции типов стратегии жизни. 1-й тип — виды с узким диапазоном биологических потенций, занимающие подчиненное положение в ценозе; 2-й тип — виды с узким диапазоном экологических потенций; 3-й тип — виды, существующие в относительно благоприятных условиях произрастания, способные поддерживать существование сомкнутых в надземной части сообществ. Учитывая результаты изучения природных популяций исследованных нами видов и наши результаты при интродукции, изученные виды рода *Viola* можно отнести ко 2-й группе (сочетающие свойства эксплерентов и ценотических патиентов) 1-го функционального типа редких растений. Для них характерны незначительная продолжительность жизни, высокая степень динамизма численности и возрастного спектра (левосторонний характер), высокий уровень семенной продуктивности, низкая сопротивляемость при конкуренции, пионерность.

Учитывая стратегию жизни редких изученных видов, нами разработаны следующие **рекомендации** для их интродукции с целью расширения их культигенного ареала и сохранения как составляющей части генофонда Сибири. Растения следует выращивать на открытых, в меру увлажненных участках. Наилучшим способом размножения является осенний посев под снег или лабораторно — теплично-грунтовый метод (Дюрягина, 1982). Посев производят рядами из расчета 250 семян на 1 м^2 на хорошо обработанной плодородной почве. Расстояние между рядками не менее 20 см. Посев поверхностный, при неглубокой (0.2 см) заделке семян. Весной при недостаточной влажности почвы посевы следует поливать. Молодые генеративные растения необходимо прореживать до оптимальной плотности популяции (*V. ircutiana* — 18 особей/м^2, остальные виды — 11 особей/м^2). Наилучший декоративный вид, максимальное развитие куста и наибольшая семенная продуктивность у особей 2—3-го года жизни. Вследствие массового самосева необходимо прореживать особи прегенеративного периода. Ввиду низкой конкурентоспособности посевы необходимо пропалывать.

Растения изученных видов предпочитают плодородную, взрыхленную почву, поэтому для достижения наилучшего декоративного эффекта необходимо закладывать новые делянки. *V. ircutiana* является малолетним видом (большой жизненный цикл до 5 лет), активным мигрантом, склонным к захвату свободных, близлежащих участков, поэтому новые делянки следует создавать через 3 года, для остальных видов, которые в меньшей степени мигранты, через 5—7 лет.

Желательно растения осенью окучивать, это сохранит почки возобновления от иссушения весной при выпирании корневища из почвы. Благоприятно сказывается мульчирование растений весной смесью песка и перегноя.

Для возникновения большей генетической изменчивости следует создавать пространственно изолированные интродукционные популяции на делянках большой площади. Необходимо отразить богатство внутривидовой изменчивости на межпопуляционном и внутрипопуляционном уровне, сохранить морфологическое, функциональное и адаптационное разнообразие для каждого вида, желательно создание коллекции вида, представленной образцами, взятыми из нескольких природных популяций.

Изученные виды являются баллистами и мирмекохорами, поэтому во избежание засорения делянок необходимо пространственно разделять популяции близких видов. У изученных нами видов в условиях интродукции особенно проявляется способность к миграции. Особенно активно мигрирует *V. ircutiana* на свободные, хорошо взрыхленные участки.

Заключение

Таким образом, у изученных нами в условиях культуры сибирских видов рода *Viola* большой жизненный цикл сокращается и составляет от 4 до 10 лет. Для них характерны устойчивая ритмика сезонного развития, высокое жизненное состояние интродукционных популяций, превышающая или не отличающаяся от жизненности растений в природных популяциях. Все изученные виды не морозостойкие, но зимостойкие. Им свойственны высокая семенная продуктивность и лабораторная всхожесть семян. Семена исследованных видов длительное время сохраняют жизнеспособность. Продолжительное плодоношение и неглубокий покой семян обеспечивают постоянное пополнение популяции новыми особями. Виды устойчивы к болезням, относительно устойчивы к вредителям, склонны к сорничеству, длительно существуют в коллекции. Изученные виды рода *Viola*, интродуцированные в Центральном сибирском ботаническом саду в г. Новосибирске, находятся в диапазоне своей экологической нормы, и количественные сдвиги, которые происходят под воздействием новых климатических условий, не влекут за собой качественные изменения в морфологическом облике растений. В условиях культуры формируется стратегия жизни, на основе которой редкие сибирские виды рода *Viola* относятся ко 2-й группе (сочетающие свойства эксплерентов и ценотических патиентов) 1-го функционального типа редких растений. Все виды являются перспективными для интродукции в Западной Сибири.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49883) и комиссии РАН по работе с молодежью (проект № 279).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврорин Н. А. Переселение растений на полярный север. М.; Л., 1956. 286 с.

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 156 с.

Болезни и вредители растений интродуцентов. М., 1990. 266 с.

Данилова Н. С. Интродукция многолетних травянистых растений флоры Якутии. Якутск, 1993. 162 с.

Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. М., 1972. 208 с.

Дюрягина Г. П. К методике интродукции редких и исчезающих растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 5. С. 679—687.

Головкин Б. Н. Культигенный ареал растений. М., 1988. 182 с.

Елисафенко Т. В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 66—73.

Елисафенко Т. В. Морфология и биология прорастания семян редких сибирских видов рода *Viola* (*V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*, *V. ircutiana*) // Раст. ресурсы. 2001а. Т. 37. Вып. 1. С. 40—46.

Елисафенко Т. В. Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сибирский экологический журн. 2001б. № 6. С. 711—716.

Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 3. С. 361—374.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнов О. В. Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.

Зуев В. В. Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. С. 82—99.

Иванова М. М. Редкое растение Южной Сибири — фиалка иркутская // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988. № 14/2. С. 17—23.

Красная книга РСФСР. М., 1988. 592 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.

Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 152 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7—204.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.

Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. ботаника. 1935. № 4. С. 25—64.

Ревердатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 48—64.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 228 с.

Семенова Г. П. Viola incisa (*Violaceae*) — редкий вид флоры Сибири: биология, интродукция // Бот. журнал. 1991. Т. 76. № 4. С. 572—582.

Семенова Г. П. Итоги и проблемы интродукции редких и исчезающих видов флоры Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду (1973—1992) // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика. Матер. Междунар. науч. конф. «Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика». Краснодар, 1993. Ч. 1. С. 95—98.

Семенова Г. П. Условия прорастания семян редких видов флоры Сибири // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: материалы науч. конф. «Биологическое разнообразие, интродукция растений». С.-Петербург, 1995. С. 201—202.

Семенова Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких растений Сибири // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 135—146.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 5. С. 417—433.

Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L. // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729—741.

Стародубцев В. Н. Рост и развитие некоторых дальневосточных представителей рода *Viola* // Ритмы сезонного развития растений в Приморье. Владивосток, 1980. С. 58—71.

Ценопопуляция растений (новые направления и структура). М., 1976. 216 с.

Юзепчук С. В. Семейство *Violaceae* // Флора СССР. М.; Л., 1949. Т. 15. С. 350—441.

Юрцев Б. А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М., 1986. С. 9—23.

Beattie A. J., Lyons N. Seed dispersal in *Viola* (*Violaceae*): adaptations and strategies // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62. N 7. P. 714—722.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd 1. 615 p.

SUMMARY

4 rare Siberian species of *Viola* L. (*V. alexandrowiana* (W. Beck.) Juz., *V. dactyloides* Schult., *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz.) were studied. Their life strategy was determined by some criteria: development of vegetative and generative parts, ontogeny, rhythm of seasonal development, peculiarities of reproduction, winter hardiness and resistance to diseases and pests, aggressiveness of the species. The species introduced in Novosibirsk area are with in the range of their ecological norm and have a life strategy combining features of explerents and patients. All studied species are promising for introduction in Siberia.

УДК (561.678.1 + 561.881) : 551.78 (574.42) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© А. Л. Аверьянова

О *LINDERA* (*LAURACEAE*) И *ALANGIUM* (*ALANGIACEAE*) В ПОЗДНЕМ ЭОЦЕНЕ АККЕЗЕНИ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

A. L. AVERYANOVA. ON *LINDERA* (*LAURACEAE*) AND *ALANGIUM* (*ALANGIACEAE*) FROM THE UPPER EOCENE OF THE AKKEZEN RIVER (NORTH-EASTERN KAZAKHSTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu

Поступила 24.11.2003
Окончательный вариант получен 04.02.2004

Дано описание новой разновидности *Lindera vassilenkoi* var. *minima*, а также *Alangium tiliifolium* из позднего эоцена Зайсанской впадины (Восточный Казахстан). Для последнего уточнена родовая принадлежность. Рассмотрены современные виды, близкие к *Lindera vassilenkoi* и ее разновидности.

Ключевые слова: *Lindera*, *Alangium*, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина, палеоботаника.

Зайсанская впадина уникальна по охарактеризованности третичного разреза макроостатками растений. Они собраны в ней из отложений верхнего мела, верхнего палеоцена, нижнего, среднего и верхнего эоцена, нижнего и верхнего олигоцена и миоцена (Борисов, 1963; Ильинская, 1986а). Из отложений верхнего эоцена сборы произведены из 9 точек, включая пограничную эоцен-олигоценовую флору Киин-Кериша («флора Василенко», или «флора столика», Ильинская 1963б), по местонахождению которой в Зайсанской впадине проводится граница между эоценом и олигоценом.

Местонахождение на р. Аккезень находится в Южном Призайсанье вблизи государственной границы с Китаем (Ильинская, 1986а, рис. 2, точка 10, номера местонахождений на рис. 2 соответствуют номерам таблицы «Изменение систематического состава ископаемой флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен», а не номерам местонахождений в тексте). Коллекция отпечатков собрана Б. А. Борисовым в 1960 г. (Борисов, 1963) и в настоящее время хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. В ней насчитывается 137 образцов. Она была предварительно обработана И. А. Ильинской, которая в сводном списке флоры Зайсанской впадины (Ильинская, 1986а) привела для нее 12 видов. Из них монографически обработаны: *Ulmus schischkinii* Iljinskaja (Ильинская, 1989), *Hibiscus neuburgiae* Iljinskaja (Ильинская, 1966) и *Ungnadia kryshtofovichii* Iljinskaja (Ильинская, 1984), а один вид — *Populus kryshtofovichii* Iljinskaja исключен из состава флоры Аккезени (Ильинская, устное сообщение).

Подобная своеобразная флора вне Зайсанской впадины известна только из позднего эоцена Сычуаня (Ильинская, 1986б).

В настоящей статье описана *Lindera vassilenkoi* var. *minima*, которая является наиболее постоянным компонентом эоценовой флоры впадины, начиная с середины эоцена. Детальное исследование ископаемого материала и его сравнение с современными видами *Lindera* подтвердили самостоятельность *L. vassilenkoi* var. *minima*; для нее даны описание и изображение. Кроме того, показано сходство *L. vassilenkoi* var. *minima* по некоторым признакам не только с *L. triloba* Blume, но и еще с 2 видами — *L. obtusiloba* Blume и *L. fragrans* Oliv.

Второй вид, рассмотренный в статье — *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Krysht., широко распространенный в третичное время в Европе и Северной Азии, в Зайсанской впадине был известен только из позднеэоценового местонахождения Горное (Ильинская, 1984), причем по остатку листа размером всего 2.4 см. Находка отпечатка крупного листа на Аккезени позволила провести детальное сравнение его жилкования с родами, с которыми T. Tanai (1989) сближал остатки листьев *Alangium*. Проведенные нами исследования выявили наибольшее сходство ископаемого материала с листьями *Alangium chinense* (Lour.) Rehd.

Lindera vassilenkoi Iljinskaja var. minima Iljinskaja et Averyanova var. nov.

Lindera vassilenkoi Iljinskaja var. *minima* Iljinskaja, nom. nud., Проблемы палеоботаники, 1986, с. 90.

Leaves trilobed, up to 9 cm long, oblong-ovate, or entire up to 7.5 cm lanceolate or linear. Central lobe is more long and wide than lateral ones. Lateral lobes equal or shorter than the entire part of the leaf. Secondary, tertiary and quaternary veins thin, arachnoid.

Holotype: leaf impression, specimen 20A, collection 985 (BIN), Upper Eocene, Akkezen' River, North-Eastern Kazakhstan, Plate II, *4*.

Листья трехлопастные до 9 см дл., продолговатояйцевидные, и цельные до 7.5 см дл., ланцетные и линейные. Центральная лопасть превышает боковые по ширине у основания и общей длине. Боковые лопасти равны или короче цельной части листа. Жилки второго и более высоких порядков тонкие, паутиновидные.

Голотип: отпечаток листа 20А, кол. 985, верхний эоцен, р. Аккезень, Северо-Восточный Казахстан, [БИН], табл. II, *4*.

От голотипа *L. vassilenkoi* Iljinskaja var. *vassilenkoi* отличается меньшими размерами листа, более узкими лопастями, центральной лопастью, отчетливо превышающей боковые по длине, и более тонкими жилками второго и третьего порядков, имеющими у *Lindera vassilenkoi* var. *minima* паутиновидный вид.

Сравнение с близким ископаемым видом *L. stenoloba* (Sap.) Laur. (Laurent, 1912) из флоры Мена́ (средний палеоцен по: D. Mai, 1995) выявило несколько большее сходство с ним по форме боковых лопастей *L. vassilenkoi* var. *minima*, чем *L. vassilenkoi* var. *vassilenkoi*.

В коллекции имеется 9 листьев разной степени сохранности, из них 2 экземпляра относятся к трехлопастным, 5 принадлежат цельным листьям, а на 2 образцах сохранились только основания пластинок предположительно трехлопастных листьев.

Трехлопастные листья до 8 см дл. (табл. I, *1, 2*, табл. II, *3—5*; рис. 1, *1—3*), цельная часть составляет половину — 2/3 от общей длины пластинки; ширина цельной части листа 2.5—3 см. Основание листовой пластинки клиновидное (рис. 1, *4*) либо узкоклиновидное (рис. 1, *5*). Центральная лопасть равная по ширине (табл. II, *3, 4*), либо заметно шире боковых (табл. II, *6*), в основании несколько сужена (табл. II, *4*; рис. 1, *2*). Боковые лопасти почти равны по длине цельной части листа, отогнуты или слегка серповидно-изогнуты (табл. II, *3, 4, 6*; рис. 1, *1—3*). Выемка между лопастями округлая. Край цельный. Главная жилка листа 0.8—1 мм толщ. (в основании до 1.2 мм). Базальные жилки (главные жилки боковых лопастей) отходят супротивно на 0.4—1.5 мм (1.3 см на отпечатке 25) выше основания под углом 15—35° к главной (рис. 1, *5*), к верхушкам лопастей истончаются; вторичные жилки, отходящие от них под углом 50—65°, камптодромно соединяются близ края листа (табл. I, *2*, табл. II, *4*). В дно выемки входят ответвления от главной и базальной жилок (табл. I, *2*, табл. II, *4, 5*; рис. 1, *2, 3*). Третичные жилки перпендикулярны вторичным, жилки четвертого порядка образуют сеть из 4—5-угольных ячеек (табл. I, *2*).

Нижняя половина листа, возможно, несколько более крупного, чем на отпечатке 23, представлена на отпечатке 25 (табл. II, *7*, рис. 1, *4*). Так как лопасти не сохра-

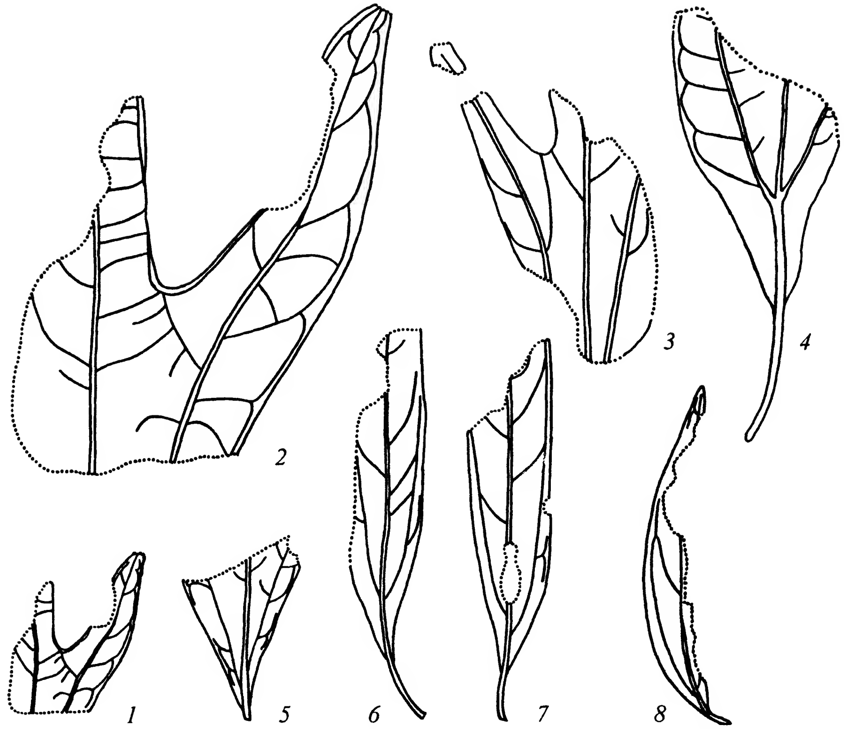


Рис. 1. *Lindera vassilenkoi* var. *minima*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985.
1 — отпечаток 20А; *2* — то же, ×3; *3* — отпечаток 23; *4* — отпечаток 25; *5* — отпечаток 20Б; *6* — отпечаток 27; *7* — отпечаток 20а; *8* — отпечаток 19.

нились, образец отнесен к *L. vassilenkoi* var. *minima* условно, не исключено, что он принадлежит к *L. vassilenkoi* var. *vassilenkoi*. У этого листа сохранился черешок 2.2 см дл. и 1.2 мм шир.

Цельные листья чаще линейные (рис. 1, *6, 7*), реже ланцетные (рис. 1, *8*). Линейные листья от 4 см дл. и 1 см шир. (отпечаток 21) до 7.5 и 1.2 см соответственно (табл. I, *6*); узколанцетный лист 5.2 см дл. и до 1.2 см шир. (сохранилось 0.6 см на одной половине). Основание узкоклиновидное (табл. I, *4, 6*; рис. 1, *7, 8*), иногда оттянутое (табл. II, *5*; рис. 1, *6*). Край цельный. Черешок 0.6—1 мм толщ. Главная жилка в основании по толщине равная черешку, базальные жилки тонкие, отходят от нее под углом 20—40° на расстоянии 3—9 мм от основания (табл. I, *3, 5, 6*; табл. II, *5*; рис. 1, *6, 7, 8*) и поднимаются до середины листа или несколько выше. У узколанцетного листа вторичные жилки, ответвляющиеся от базальных, соединяются близ края камптодромно (табл. I, *4*; рис. 1, *7*).

Исследованные экземпляры: коллекция 985, отпечаток 19 с противоотпечатком 19а, 20А, 20а, 20б, 21; отпечаток 22 с противоотпечатком 22а; отпечаток 23 с противоотпечатком 23а, 24, 25, 27.

С целью установления сходства с современными видами рода *Lindera* была просмотрена коллекция материалов по этому виду в Гербарии БИН. Наибольшее сходство с *L. vassilenkoi* var. *vassilenkoi* по форме листовой пластинки и расстоянию от основания до места отхождения главных жилок боковых лопастей обнаружил вид *L. triloba* Blume (табл. II, *1, 2*). Сходство проявляется также в соотношении

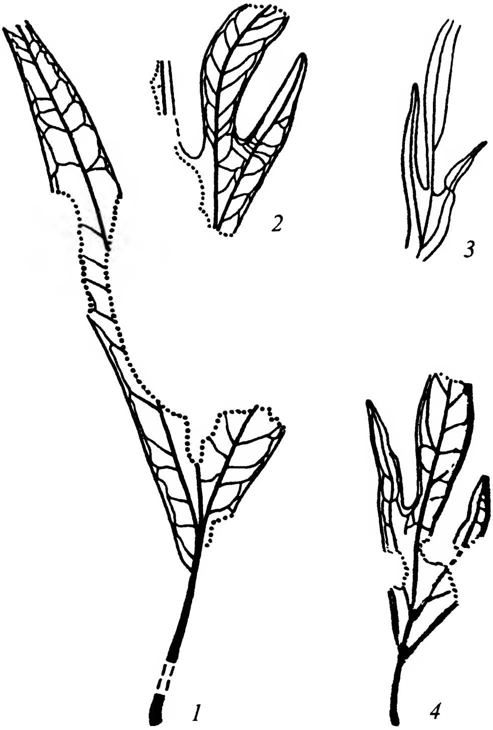


Рис. 2. *Lindera vassilenkoi* var. *vassilenkoi* (*1*) и *L. vassilenkoi* var. *minima* (*2—4*), верхний эоцен, г. Киин-Кериш.

1 — кол. 998, отпечаток 32а; *2* — кол. 998б, отпечаток 2; *3* — кол. 998б, отпечаток 37; *4* — кол. 998б, отпечаток 54а. Рис. И. А. Ильинской.

длин цельной части листа и лопастей; у *L. triloba*, так же как у *L. vassilenkoi* длина лопастей всегда больше 1/3 общей длины листа. Наконец, у обоих видов наблюдается сужение центральной лопасти в основании. Китайская *L. obtusiloba* Blume, другой вид рода, имеющий лопастные листья, характеризуется очень короткими, обычно не превышающими 1/3 длины листа, острыми и широкими лопастями и по характеру отхождения жилок в выемку совпадает с отпечатками *L. vassilenkoi* var. *minima*. Если у *L. triloba* утолщенная жилка, идущая в дно выемки, всегда отходит от центральной, то у *L. obtusiloba* жилки, идущие в дно выемки, отходят как от центральной, так иногда и от боковых жилок первого порядка. Наконец, еще один вид, распространенный в Китае, *L. fragrans* Oliv. (табл. I, *7*), характеризующийся цельными ланцетными и линейными листьями, морфологически наиболее близок к цельным листьям *L. vassilenkoi* var. *minima*. У двух предыдущих современных видов цельные листья встречаются реже лопастных и имеют овальную форму, а линейные листья есть только у *L. fragrans*, но у последней боковые жилки первого порядка отходят почти от основания листовой пластинки, тогда как у *L. vassilenkoi* var. *minima* они отходят на расстоянии 0.4—1.3 см от основания. Вариабельность *L. vassilenkoi* подтверждается и при сравнении наших образцов с ископаемым материалом того же вида (рис. 2) из позднеэоценовой флоры горы Киин-Кериш («флора болотного носорога», Ильинская, 1986б). Исследование материала листьев из этой же флоры выявило присутствие в коллекции обеих разновидностей *L. vassilenkoi*. Лист *L. vassilenkoi* var *vassilenkoi* из флоры болотного носорога (рис. 2, *1*) имеет меньшей размер и несколько более узкую боковую лопасть по сравнению с голотипом. Листья, принадлежащие *L. vassilenkoi* var. *minima* из обеих коллекций, имеют сходную форму основания листовой пластинки (рис. 1, *5*; рис. 2, *4*), основания центральной и боковых лопастей почти равные, боковые лопасти отчетливо короче центральной; при этом у аккезеньских образцов лопасти несколько более узкие, а выемка между лопастями шире, чем у киин-керишских.

Alangium tiliifolium (A. Br.) Krysht.

A. tiliifolium (A. Br.) Krysht., Юбилейный сб., посвященный академику В. А. Обручеву, 1939, с. 287 p. p., исключая табл. II, фиг. 2; Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. 1968, с. 81.

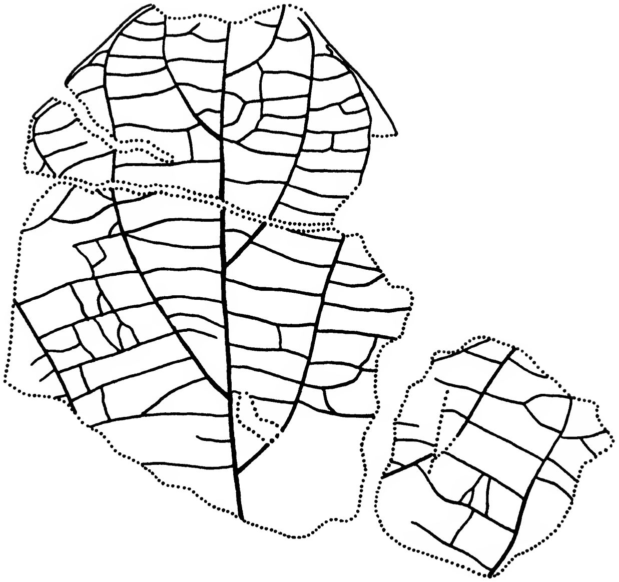


Рис. 3. *Alangium tiliifolium*, верхний эоцен, Аккезень, кол. 985, отпечаток 98б.

Листья цельные, цельнокрайные, асимметричные. Длина листовой пластинки 6—12 см. Форма листа яйцевидная (рис. 4, *4*) либо широкояйцевидная (рис. 3; рис. 4, *3*; рис. 5, *4*). Верхушка листа, сохранившаяся на отпечатке 86 (рис. 4, *4*), острая, слегка оттянутая. Основание косое, с ушком (рис. 4, *3*), край которого составляет с главной жилкой угол около 150°, длина ушка от места прикрепления пластинки 2.5 см. От основания отходят главная и базальные жилки. Главная жилка в основании до 1.5 мм (рис. 4, *3*), к верхней половине сужается до 0.5 мм и менее. Верхняя пара базальных жилок расположена симметрично относительно главной (рис. 4, *3*), отходит под углом 35—45° к ней, по толщине может быть почти равной главной (рис. 4, *4*). Средняя базальная жилка, сохранившаяся на отпечатке 98Б (рис. 4, *3*), в основании почти перпендикулярна главной, дуговидно изгибается кверху. Вторичные жилки отходят от главной под углом 35—55°, слегка дуговидно изгибаются, близ края соединяются камптодромно; на отпечатке 98б вторичная жилка, подходя к краю, круто дуговидно загибается (рис. 5, *4*; рис. 3). Третичные жилки прямые, реже слегка дуговидные, в 3—4 раза тоньше вторичных, перпендикулярные или косо к вторичным проходящие, отходят через интервал 2.5—6 мм. Жилки четвертого порядка перпендикулярны третичным (рис. 4, *2*; рис. 3).

Исследованные экземпляры: коллекция 985, отпечатки 86, 86а, 98б, 98Б.

Для уточнения правильности отнесения описываемого вида к роду *Alangium* был изучен гербарный материал ближайшего к *Alangium tiliifolium* современного вида *A. chinense* (Lour.) Rehd. (рис. 4, *5*; рис. 5, *1*—*3*). Для сравнения мы также просмотрели гербарий *Kleinhovia hospita* L. (рис. 4, *1*); жилкование последнего сходно с таковым у *Alangium tiliifolium*, однако у *Kleinhovia* основание листовой пластинки более или менее симметричное, а количество базальных жилок одинаково на обеих сторонах, в то время как для *Alangium* характерно отчетливо асимметричное основание и разница на 1—2 базальные жилки между двумя сторонами. *Alangium tiliifolium* проявляет сходство по характеру жилкования с родом *Byttneria* Loefl., имею-

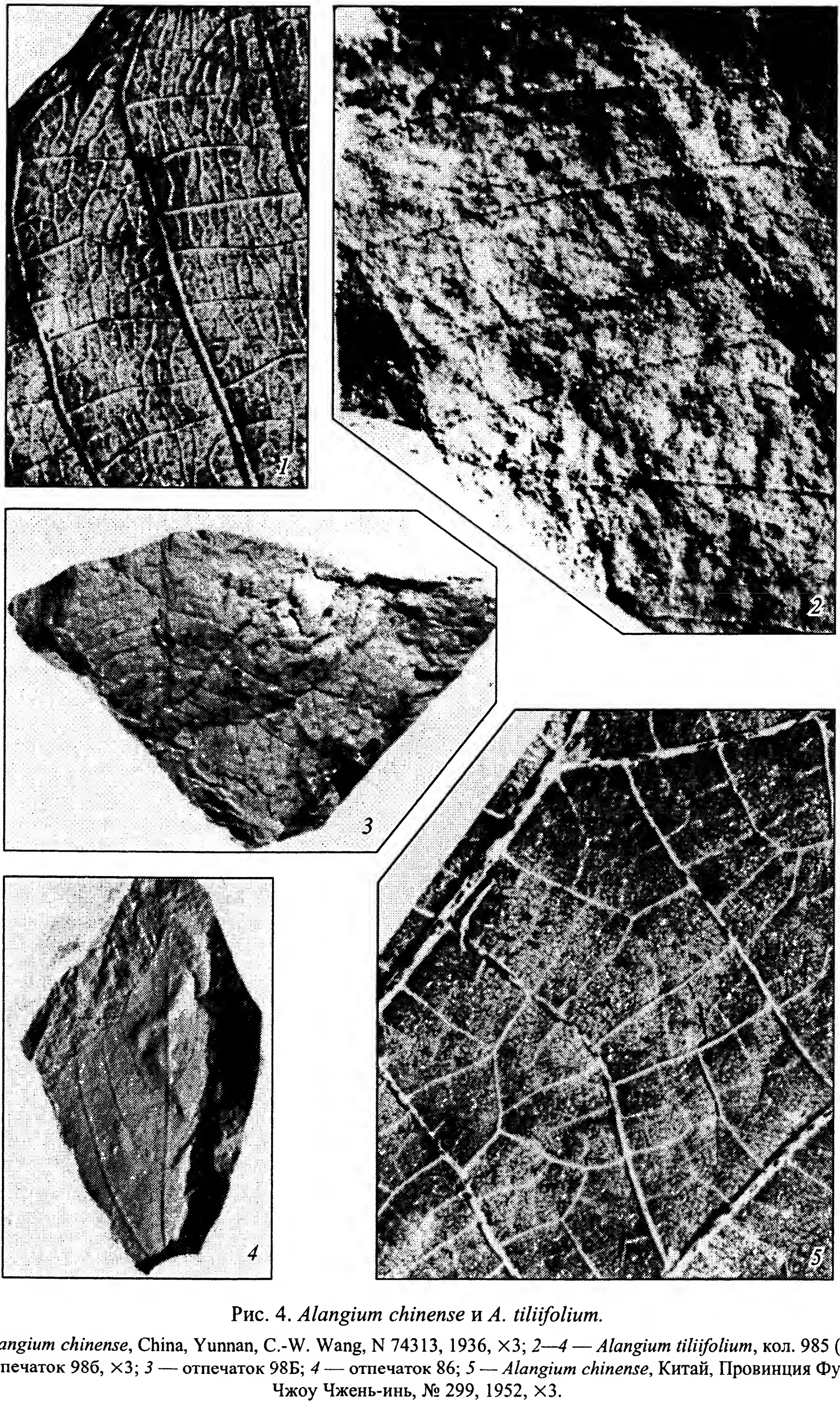


Рис. 4. *Alangium chinense* и *A. tiliifolium.*

1 — ***Alangium chinense***, China, Yunnan, C.-W. Wang, N 74313, 1936, ×3; *2—4* — ***Alangium tiliifolium***, кол. 985 (БИН); *2* — отпечаток 98б, ×3; *3* — отпечаток 98Б; *4* — отпечаток 86; *5* — ***Alangium chinense***, Китай, Провинция Фуцзянь, Чжоу Чжень-инь, № 299, 1952, ×3.

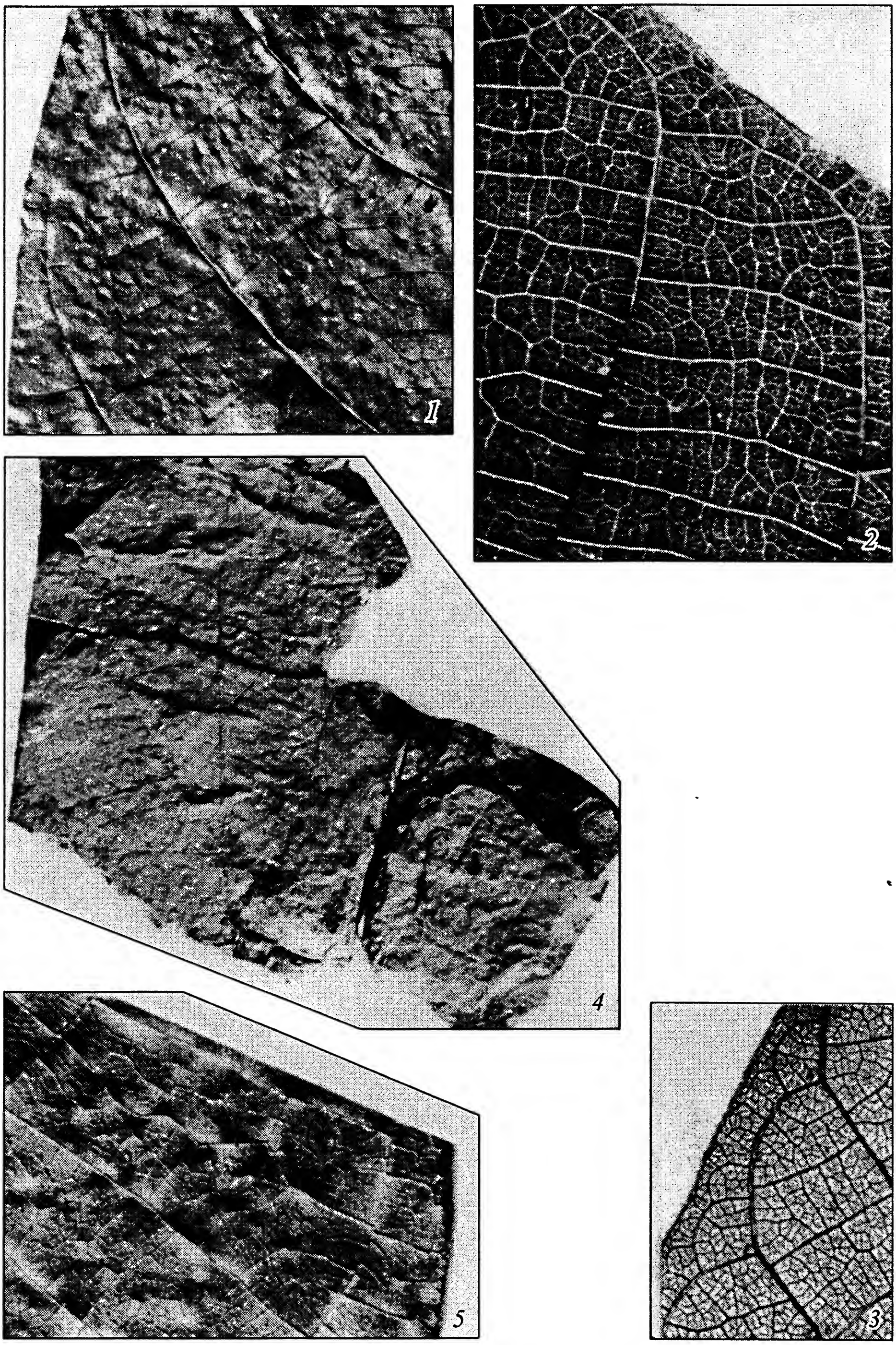


Рис. 5. Листья *Byttneria integrifolia*, *B. aspera*, *Kleinhovia hospita* и *Alangium chinense*, *A. tiliifolium*.

1 — *Byttneria integrifolia*, Китай, Юннань, A. L. Takhtajan, 23 XI 1958, ×2; *2* — *Kleinhovia hospita*, China, Hainan, C. H. Wang, J. Helm, J. Schultze-Motel, N 1982, 1959, ×3; *3* — *Alangium chinense*, China, Yunnan, A. Henry, N 10647, ×3; *4* — *Alangium tiliifolium*, кол. 985 (БИН), отпечаток 98б; *5* — *Byttneria aspera*, China, Hainan, Tsang Wai-Tak, N 17039, 1928, ×3.

щим симметричные листья, что тем более не позволяет объединять с ним исследуемый вид ввиду иного типа четвертичного жилкования. Если у представителей рода *Alangium* четвертичные жилки в большинстве случаев прямые и проходят от одной третичной жилки до другой, то в случае рода *Byttneria*, исследованного на примере видов *B. aspera* Colebr. (рис. 5, *5*) и *B. integrifolia* Lace (рис. 5, *1*) из коллекций Гербария БИН, четвертичные жилки примерно на середине интервала между третичными соединяются между собой, образуя зигзагообразную «жилку», соединяющую противоположные вторичные; в редких случаях четвертичные жилки анастомозируют, не доходя до противоположной третичной, и образуют сеть ячеек.

Основываясь на большом морфологическом сходстве ископаемого материала с современными листьями *Alangium*, мы сохраняем за ним родовое название *Alangium*, а не *Byttneriophyllum tiliaefolium* (A. Br.) E. Knobloch et Kvaček.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность И. А. Ильинской за чуткое внимание и неоценимую помощь в проведении исследования и подготовке статьи, а также благодарность всем сотрудникам Лаборатории палеоботаники БИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов Б. А. Стратиграфия верхнего мела и палеоген-неогена Зайсанской впадины // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1963. Вып. 94. С. 11—75.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна. Ч. 2 // Тр. БИН АН СССР. Палеоботаника. 1963. Сер. 8. Вып. 4. С. 146—187.

Ильинская И. А. Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины // Палеонтол. журн. 1966. № 2. С. 109—116.

Ильинская И. А. Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л., 1968. 124 с.

Ильинская И. А. Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. общ-ва. Л., 1984. Т. 27. С. 247—257.

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л., 1986а. С. 84—112.

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986б. Т. 71. № 9. С. 1193—1206.

Ильинская И. А. Проявление миграционных и эволюционных процессов в истории флоры кайнофита Зайсанской впадины // Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л., 1989. С. 44—60.

Криштофович А. Н. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии // Юбилейный сб., посвященный академику В. А. Обручеву. М.; Л., 1939. С. 277—313.

Laurent L. Flore fossile des schistes de Mehat // Ann. Musee Histoire Naturelle Marseilla. Geologie. 1912. T. 14. 246 p.

Mai D. H. Tertiare Vegetationsgeschichte Europas. Jena—Stuttgart—New York, 1995. 691 S.

Tanai T. The Revision of the so-called «*Alangium*» Leaves from the Paleogene of Hokkiado, Japan // Bull. Nath. Sci. Muss. (Tokyo). Ser. C. 1989. Vol. 15. N 4. P. 121—149.

SUMMARY

The new variety, *Lindera vassilenkoi* var. *minima* is described. *Lindera vassilenkoi* var. *vassilenkoi* is excluded from the Akkenzen' flora. The venation of *Alangium tiliifolium* is compared with that of extant genera which are reported to be closely related to the former. The comparison showed the highest similarity of the fossil material with *Alangium chinense* leaves and confirmed the attribution of the fossil species to the genus *Alangium*.

СИСТЕМАТИЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561.5

© И. А. Озеров

НОВЫЙ РОД *PARAMYRTACICARPUS* (*MYRTACEAE*) ИЗ НИЖНЕГО ЭОЦЕНА СЕВЕРНОЙ ЯКУТИИ

I. A. OZEROV. A NEW GENUS *PARAMYRTACICARPUS* (*MYRTACEAE*) FROM THE LOWER EOCENE OF THE NORTHERN YAKUTIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.10.2003

Впервые на севере Якутии в отложениях нижнего эоцена обнаружены остатки плодов с семязачатками и семенами, описываемые как вымерший монотипный род *Paramyrtacicarpus* gen. nov., представленный видом *P. plurilocularis sp. nov.* Приведены макро- и микроморфологические характеристики плодов и семян для обоснования выделения нового таксона. Дано сравнение описываемого таксона как с современным видом *Campomanesia pubescens*, так и с ископаемыми *Paleomyrtinaea princetonensis* и *Syzygioides americana*.

Ключевые слова: нижний эоцен, плоды, семена, новый таксон, *Myrtaceae*, Якутия.

Во второй половине XX столетия был накоплен и изучен обширный материал с остатками растений из угленосных отложений нижнего эоцёна, распространенных в низовьях р. Лены. Исследуемый материал происходит из комплекса растительных остатков, приуроченных к кенгдейской свите, датируемой низами нижнего эоцена. Геологическое строение и стратиграфическое положение отложений кенгдейской свиты, а также таксономический состав комплекса растительных остатков наиболее полно отражены в работах последнего пятидесятилетия (Межвилк, 1958; Фрадкина, Киселева, 1976; Буданцев, 1983; Буданцев и др., 1989., Буданцев, Озеров, 1990, 2001; Озеров, 2000).

При проведении полевых работ 1989 г. в северных отрогах Хараулахских гор на р. Кенгдей (см. рисунок) из нижнеэоценовых отложений кенгдейской свиты наряду с остатками листьев *Paramyrtaciphyllum agapovii* Ozerov были обнаружены плоды, изолированные от данных листьев. Все они отнесены к монотипному роду *Paramyrtacicarpus* Ozerov gen. nov., который представлен видом *P. plurilocularis* Ozerov sp. nov.

Сем. *Myrtaceae* традиционно разделяется на два подсемейства на основании типов плода: *Leptospermoideae* с растрескивающимся обычно сухим одревесневшим плодом и *Myrtoideae* с нерастрескивающимся типично сочным плодом. Большинство представителей данного семейства имеют тропическое и субтропическое распространение с центром таксономического разнообразия в Австралии и многочисленными родами в Южной Америке.

Эоценовые ископаемые остатки листьев с жилкованием, характерным для ныне существующих миртовых, были обнаружены в Астралии (Christophel, Lys, 1986; Christophel, 1989; Greenwood, 1991), Северной Америке (Berry, 1914, 1916; Chaney, Sanborn, 1933; MacGinitie, 1941, 1953, 1969, 1974), Англии (Bandulska, 1931), Цент-

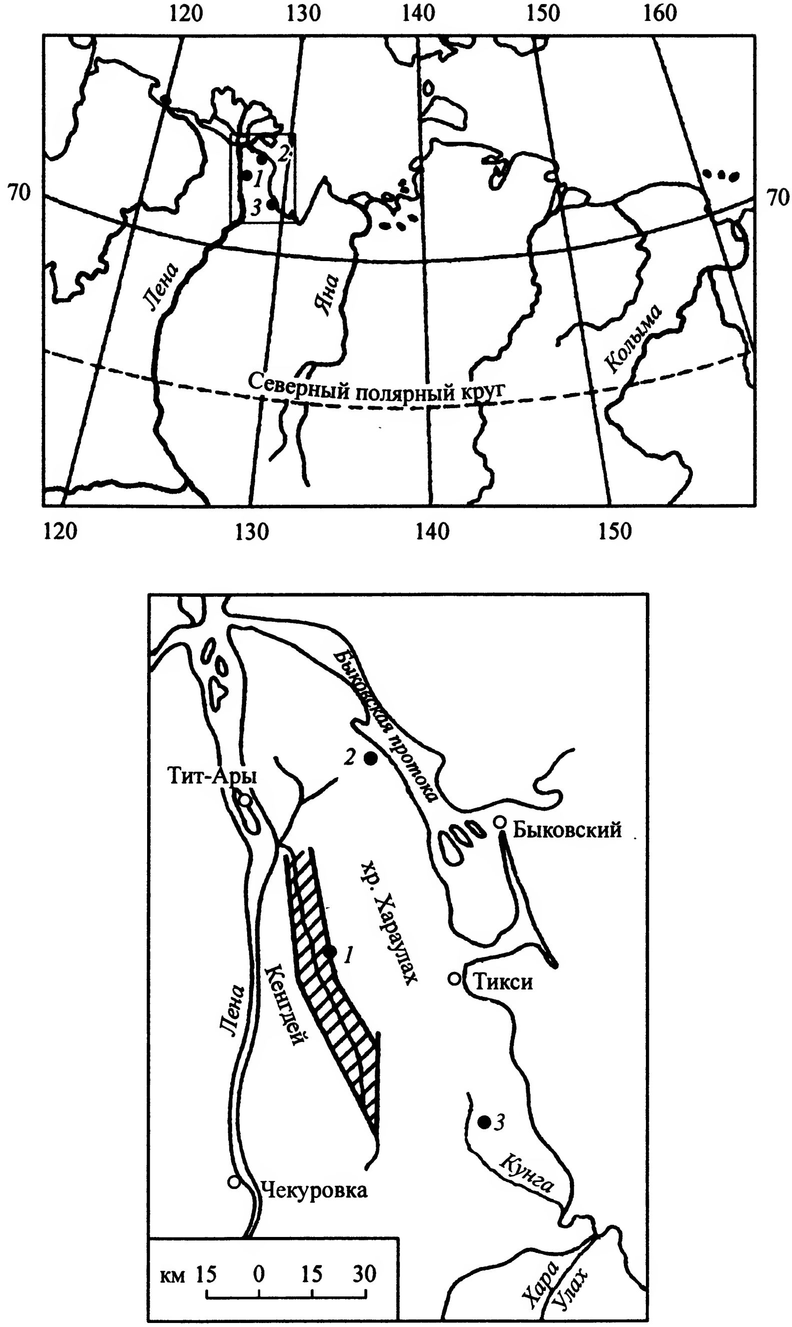


Схема местонахождения комплексов ископаемых растений хараулахской нижнеэоценовой флоры Северной Якутии.

1 — Кенгдейский; *2* — Быковский: *3* — Кунгинский.

ральной Европе (Knoblon et al., 1996), Западной Камчатке (Budantsev, 1994), Приамурье (Федотов, 1975), Восточном Казахстане (Ильинская, 1986), Северной Якутии (Озеров, 2000; Буданцев, Озеров, 2001). Ягодообразные плоды ископаемых миртовых с анатомически сохранившимися семязачатками были описаны из верхнего палеоцена Северной Дакоты (Crane et al., 1990) и из среднего эоцена Британской Колумбии (Pigg et al., 1993). Наряду с изолированными листьями и плодами в среднем эоцене Колорадо обнаружены ветки, несущие сидячие листья и плоды (Manchester et al., 1998). Представляемый нами материал включает несколько десятков плодов довольно хорошей сохранности. Гнезда некоторых сохранившихся плодов содержат единичные семена и многочисленные семязачатки. Сохранность материала позволяет исследовать его на макро- и микроморфологическом уровнях.

Порядок *Myrtales*
Сем. *Myrtaceae*
Триба *Myrteae*
Подтриба *Myrtinae*

Род Paramyrtacicarpus Ozerov gen. nov.

Paramyrtacicarpus plurilocularis Ozerov sp. nov.

Plate I, *1*—*6*; Plate II, *1*—*7*; Plate III, *1*—*7*; Plate IV, *1*—*7*

Fruits a multilocular berry, rounded to ellipsoidal, 3—8 mm long and 4—6 mm wide, borne on a peduncle up to 5 mm long. Number of locules 4 or more. Apical part of the locule bent inside. Each locule containing 12 to 26 ovules or a single seed. Fruit wall fleshy, consisting of three layers of pecicarp. Exocarp formed by small elongated rectangular to oval cells. Cells of mesocarp rather large, isodiametric with straight anticlinal walls. Endocarp modified into numerous trichomes. Ovules rounded to rounded-cuneiform, 150 —200 μm long and 100—150 μm wide. Single seed bent, 3 mm long and 2 mm wide. Seed surface striated. Hilum transversely slitlike. Outer surface of seed coat formed by linearly elongated cells with straight anticlinal walls.

Holotype: fruit compression, East Siberia, lower reaches of Lena river, Northern Kharaulakh, Kengdey river basin, Kengdey Formation, Lower Eocene. Collection BIN 959, spec. 251 (plate I, *1*).

Isotypes. Fruits compressions, locule with ovules, isodiametric cells of mesocarp, and trichomes of the endocarp, linearly elongated cells on the outer surface of the seed coat, East Siberia, lower reaches of Lena river, Northern Kharaulakh, Kengdey river basin, Kengdey formation, Lower Eocene. Collection BIN 959, spec. 252 (plate I, *3*, *4*; II, *1*—*4*, *6*, *7*), spec. 253 (plate I, *2*; III, *1*—*4*, *6*, *7*), spec. 254 (plate I, *5*; IV, *1*—*5*), spec. 255 (plate I, *6*).

Табл. I, *1*—*6*; Табл. II, *1*—*7*; Табл. III, *1*—*7*; Табл. IV, *1*—*7*

Плод — многогнездная ягода от округлой до эллипсоидальной формы, 3—8 мм дл. и 4—6 мм шир., плодоножка до 5 мм дл. Количество гнезд от 4 и более. Верхняя часть гнезда загнута внутрь. Каждое гнездо содержит от 12 до 26 семязачатков или одно семя. Стенка плода мясистая, состоит из трех слоев перикарпа. Экзокарп образован мелкими прямоугольно-овальными, вытянутыми в длину клетками. Клетки мезокарпа довольно крупные, изодиаметрические с прямыми антиклинальными стенками. Эндокарп изменен до многочисленных трихом. Семязачатки по форме от округлых до округло-клиновидных, 150—200 мкм дл. и

100—150 мкм шир. Единичное семя изогнутой формы, 3 мм дл. и 2 мм шир. Поверхность семян бороздчатая. Семенной рубчик поперечно-щелевидный. Наружная поверхность семенной кожуры образована линейно-вытянутыми клетками. Антиклинальные стенки данных клеток прямые.

Голотип: отпечаток плода, Восточная Сибирь, низовья р. Лены, Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, кенгдейская свита, нижний эоцен. Колл. БИН 959, обр. 251 (табл. I, *1*).

Изотипы. Отпечатки плодов, гнездо с семязачатками, изодиаметрические клетки мезокарпа и трихомы эндокарпа, линейно-вытянутые клетки на наружной поверхности семенной кожуры, те же местонахождения и коллекция, обр. 252 (табл. I, *3*, *4*; II, *1—4*, *6*, *7*), обр. 253 (табл. I, *2*; III, *1—4*, *6*, *7*), обр. 254 (табл. I, *5*; IV, *1—5*), обр. 255 (табл. I, *6*).

Благодаря довольно хорошей сохранности ископаемого материала нам удалось проанализировать 17 целых ископаемых плодов и их фрагментов. Характерной особенностью плодов является их однообразие на макро- и микроморфологическом уровнях. По своему типу описываемые плоды являются многогнездной ягодой. Основные различия на макроморфологическом уровне проявляются главным образом в изменчивости размеров плодов и количества в них гнезд. Число гнезд больше 4. Размеры плодов колеблются от 3—8 мм дл., 4—6 мм шир., некоторые из них имеют плодоножку до 5 мм дл. Из числа исследованных плодов 7 имеют округлую форму (обр. 251, табл. I, *1*; обр. 252, табл. I, *3*) и 10 эллипсоидальную (обр. 252, табл. I, *4*; обр. 253, табл. I, *2*; обр. 254, табл. I, *5*; обр. 255, табл. I, *6*). Гнезда продольно вытянуты с верхней частью загнутой внутрь плода (обр. 251, табл. I, *1*; обр. 253, табл. I, *2*). Незрелые гнезда содержат от 12 до 26 семязачатков имеющих форму от округлой до округло-клиновидной с размерами 150—200 мкм дл. и 100—150 мкм шир. (обр. 252, табл. II, *1—4*, *6*, *7*). Зрелое гнездо занимает одно семя изогнутой формы 3 мм дл. и 2 мм шир. с поперечно-щелевидным семенным рубчиком (обр. 254, табл. I, *5*). Поверхность семени покрыта мелкими бороздами, расходящимися лучами от вентральной к дорсальной его части. Данные исследования микроморфологии плода и семени позволяют описать некоторые их структуры. Мясистая стенка плода состоит из трехслойного перикарпа. Экзокарп плода включает 5—7 рядов прямоугольно-овальных, слегка вытянутых клеток 15 мкм дл. и 8 мкм шир. (обр. 253, табл. III, *1*). Под тонким слоем экзокарпа расположен довольно мощный слой мезокарпа приблизительно в 25—30 клеток толщиной. Клетки мезокарпа 5—6-угольные, изодиаметрические, одинаковые по размеру (25 мкм дл. и 17 мкм шир.), с округло-прямолинейными очертаниями антиклинальных стенок (обр. 253, табл. III, *2*, *3*). Эндокарп трансформирован в многочисленные длинные, извилистые трихомы, не имеющие определенной ориентации. Наружные стенки трихом гладкие. Трихомы внутри полые с постоянным диаметром 3 мкм, напоминают собой трубочки (обр. 253, табл. III, *4*, *6*, *7*). Семя имеет бороздчатую поверхность семенной кожуры, ее наружные клетки сильно вытянуты, 70 мкм дл. и 8 мкм шир., плотно примыкают друг к другу и имеют прямые антиклинальные стенки (обр. 254, табл. IV, *1—5*).

По результатам сравнительного исследования макро- и микроморфологических признаков некоторых ранее изученных ископаемых и современного таксона с описываемым нами *Paramyrtacicarpus plurilocularis* можно обнаружить как ряд общих признаков, так и некоторые различия. Ягодообразные ископаемые плоды *Paleomyrtinaea princetonensis* Pigg, Stockey et Maxwell из среднего эоцена Британской Колумбии, как и представляемый нами таксон, разделены на несколько гнезд. Стенка плода мясистая, представлена слоем из 30—40 клеток толщиной и основана на наличии паренхиматозной и аэренхиматозной ткани. Экзокарп состоит из однорядного эпидермального слоя трубчатых клеток и гиподермиса, включающего 5—8 рядов мелких прямоугольных клеток. На долю мощного мезокарпа приходится слой в 25—30 клеток толщиной. В отличие от описываемого нами таксона, имеющего эндокарп, измененный до многочисленных трихом, у северо-американского вида однорядный эндокарп состоит из больших колоннообразных клеток, которые образуют слой с полостями, охватывающими отдельные семязачатки. Семязачатки *P. princetonensis* многочисленные, кампилотропные, 1.8 мм дл. и 1.6 мм шир. Они обладают четырьмя зонами интегумента. Наружная зона в 2—3 клетки толщиной представлена тангентально-удлиненными клетками. Вторая зона, охватывающая большую часть интегумента, состоит из изодиаметрических клеток. Однорядные, радиально удлиненные клетки третьей зоны становятся поверхностным слоем на вентральной стороне семени. Внутренняя зона интегумента включает 5—6 слоев тангентально-удлиненных клеток. Семязачатки снабжены проводящим пучком, который проходит через всю зону вторичного интегумента от участка расположенного ниже микропиле. Семязачатки описываемого нами *P. pluriloculari*s имеют гораздо меньшие размеры по сравнению с северо-американским *P. princetonensis.* Интегумент у семязачатков нашего вида выделить не удалось, что не дает возможности сравнить эти виды на микроморфологическом уровне.

Сохранившийся из среднего эоцена Колорадо вид *Syzygioides americana* (Lesq.) Manchester, Dilcher et Wing известен по веткам, несущим прикрепленные листья, а также осевые мутовки цветков и плодов. Эллипсоидальные, кожистые, ягодообразные плоды 4.0—4.7 мм дл. и 2.5—3.2 мм шир. состоят приблизительно из 5 листочков околоцветника, которые близко прижаты и разделены от $^1/_3$ до $^1/_2$ длины от верхушки до основания плода. Общей чертой сходства данного вида с исследуемым нами таксоном является то, что верхушечная часть плода сворачивается плавно внутрь. Характерным признаком плодов *S. americana* является присутствие у них развернутой, устойчивой чашечки и короткого столбика с головчатым, дисковидным неопадающим рыльцем. Большинство сохранившихся родов сем. *Myrtaceae*, включая новый род *Paramyrtacicarpus*, не несут подобных коротких стебельков и дисковидных рылец. По утверждению авторов рода *Syzygioides* Manchester, Dilcher et Wing, наиболее обычна встречаемость головчатых рылец среди других семейств пор. *Myrtales*. Этот признак указывает на то, что головчатое состояние может быть примитивным признаком в пределах сем. *Myrtaceae* (Manchester et al., 1998). Отсутствие коротких столбиков и сидящих на них головчатых дисковидных рылец у плодов описываемого *P. plurilocularis* позволяет нам на макроморфологическом уровне отличать их от плодов североамериканского *S. americana*.

Структура зародыша считается важным критерием в классификации современных мясистоплодных членов трибы *Myrteae* (*Myrtaceae*) со времени работы A. P. de Candolle (1828). Он установил, что в трибе *Myrteae* существуют три типа зародышей. Позднее O. Berg (1855—1856; 1857—1859) использовал их как определенные характерные признаки трех подтриб: *Eugeniinae*, *Myrtinae*, *Myrciinae*. Затем они были проиллюстрированы и обсуждены L. Landrum (1981). Подтриба *Myrtinae* характеризуется зародышами с длинным гипокотилем и относительно маленькими, узкими семядолями. В родственных подтрибах у зародышей семядоли толстые, мясистые, а гипокотиль относительно незначительный (*Eugeniinae*) или семядоли листовые и намного шире, чем гипокотиль (*Myrciinae*). Основываясь на том, что морфология семени и зародыша дает важные систематические характерные признаки, подтриба *Myrtinae* была разделена на *Campomanesia* комплекс с входящими в него родами *Campomanesia* Ruiz et Pav., *Pimenta* Lindl., *Blepharocalyx* Berg, *Leg-*

randia Kausel, *Pilidiostigma* Barret. и *Myrrhinium* комплекс с родами *Acca* Berg, *Merrhinium* Schott, а также остальные роды данной подтрибы (Landrum, Stevenson, 1986). В пределах комплекса *Campomanesia* глубокое изучение развития многочисленных цветков, плодов и семян позволило осуществить традиционно трудное его таксономическое разграничение (Landrum, 1982, 1986; Landrum, Stevenson, 1986).

Современный род *Campomanesia* включает 25 видов деревьев и кустарников, распространенных от северной Аргентины до Тринидада, и от побережья Бразилии до Анд, Перу, Эквадора и Колумбии (Landrum, 1986). Род имеет мясистые плоды с (редко 3) 4—18 гнездами. В незрелом плоде каждое гнездо содержит 4—22 семязачатка, собранных в два продольных луча (табл. II, *5*). Зрелый плод имеет в гнезде 1, редко 2 развивающихся семени, либо семя в гнезде отсутствует. Установлено, что при созревании плода в гнезде прекращается развитие всех семязачатков, кроме одного (Landrum, 1982). Впоследствии недоразвитые семязачатки полностью исчезают, вероятно, для того, чтобы выполнить роль питательных ресурсов для семязачатка, развивающегося в семя. Недоразвитые семязачатки являются обычными в родах *Myrceugenia* Berg (Landrum, 1981), *Eugenia* L., *Myrcianthes* Berg, по-видимому, так же, как и у других родов с многочисленными семязачатками, хотя неизвестно ни о каком другом роде из трибы *Myrteae*, у которого в каждом из гнезд созревающего плода все семязачатки, кроме одного, обычно недоразвиты (Landrum, 1982). Результаты нашего исследования показали, что в многогнездных (более 4 гнезд) ягодах имеются гнезда как с многочисленными (от 12 до 26) недоразвитыми семязачатками, так и с одним развивающимся семенем. Эти черты показывают определенное макроморфологическое сходство ископаемого *Paramyrtacicarpus* с современным родом *Campomanesia*. Характерным признаком, обнаруженным только у рода *Campomanesia*, является эндокарп, состоящий из железистых трихом (табл. III, *5*). Вещество, содержащееся в трихомах, обладает запахом, подобным запаху терпентина, и, возможно, имеет такой же вкус. Плодоядные птицы и млекопитающие не употребляют в пищу плоды, содержащие многочисленные железистые трихомы (Janson, 1983; Landrum, 1982, 1986). Ранее многие авторы ошибочно считали железистые трихомы эндокарпа рода *Campomanesia* бородавчато-железистой экзотастой. Landrum (1982) показал, что в данном роде наружная, толстая часть тесты является слоем эндокарпа. Для описываемого нами таксона также характерно наличие в плоде эндокарпа, состоящего из многочисленных трихом. Эти трихомы внутри полые, напоминают трубочки, по-видимому, они и выделяли определенный секрет. Это обстоятельство также может сблизить ископаемый северо-якутский род с современным южно-американским родом. У рода *Campomanesia* в зрелом плоде очень трудно отделить тонкую, мембранную семенную кожуру от стенки гнезда. Отделенная от развивающегося семени *C. pubescens* Berg, бороздчатая наружная поверхность семенной кожуры образована линейно-вытянутыми клетками (табл. IV, *6*, *7*). Эти клетки по форме и размерам сходны с клетками ископаемого вида *Paramyrtacicarpus plurilocularis*, хотя из-за процесса фоссилизации у ископаемого таксона разрушилась наружная поверхность клеток и видны лишь их внутренние антиклинальные стенки (табл. IV, *1*—*5*). Таким образом, при сравнении вымершего эоценового северо-якутского вида *P. plurilocularis* с современными южно-американскими представителями рода *Campomanesia* можно обнаружить ряд общих характерных макро- и микроморфологических признаков: плод — многогнездная ягода, содержащая в каждом гнезде или многочисленные недоразвитые семязачатки, или одно развивающееся семя; эндокарп представлен железистыми трихомами, выделяющими секрет; наружная поверхность семенной кожуры бороздчатая, состоящая из линейно-вытянутых клеток. Эти общие признаки позволяют предположить определенные родственные отношения между описываемым ископаемым таксоном и современным родом *Campomanesia*.

Проводившиеся в последнее время исследования по выявлению ядросодержащих основных эпидермальных клеток листа *Paramyrtaciphyllum agapovii* и клеток мезокарпа плода *Paramyrtacicarpus plurilocularis* с использованием цветной гистохимической реакции Фельгена (на дезоксирибозу, присутствующую в цепи ДНК) дали позитивный результат на эти клетки. Это обстоятельство позволит нам в дальнейшем с помощью современных молекулярно-генетических методов изучать филогенетическое родство современных и ископаемых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю., *Озеров И. А.* Новые находки отпечатков листьев *Alangium* в палеоценово-эоценовых отложениях Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 549—556.

Буданцев Л. Ю., *Озеров И. А.* К истории формирования и развития флоры на Северо-Востоке Азии в палеогене // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 15—23.

Буданцев Л. Ю., *Фрадкина Л. Ф.*, *Гриненко О. В.* и др. Северное Верхоянье // Палеоген и неоген Северо-Востока СССР. Якутск, 1989. С. 12—25.

Ильинская И. А. Палеогеновые флоры горы Киин-Кериш и их новые виды (Восточный Казахстан) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1193—1202.

Межвилк А. А. Третичные отложения Северного Хараулаха // Тр. Науч.-иссл. ин-та геологии Арктики. 1958. Т. 80. Вып. 5. С. 24—37.

Озеров И. А. Находка листьев рода *Paramyrtaciphyllum* (*Myrtaceae*) в нижнем эоцене Северной Якутии // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 109—115.

Федотов В. В. О некоторых теплолюбивых представителях эоценовой флоры Райчихи Амурской области // Матер. по палеоботанике и стратиграфии континентальных отложений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 36—52.

Фрадкина А. Ф., *Киселева А. В.* Палеогеновые комплексы спор и пыльцы Западной Якутии // Этюды по палеофитологии Сибири. М., 1976. С. 30—51.

Bandulska H. On the cuticles of some recent and fossil *Myrtaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1931. Vol. 48. P. 657—671.

Berg O. Revisio Myrtacearum Americae // Linnaea. 1855—1856. Vol. 27. P. 1—472.

Berg O. Myrtaceae // C. F. P. von Martius, Flora brasiliensis. 1857—1859. Vol. 14. N 1. P. 1—655.

Berry E. W. The affinities and distribution of the Lower Eocene flora of southeastern North America // Proc. Am. Philos. 1914. Vol. 53. P. 129—250.

Berry E. W. The Lower Eocene flora of southeastern North America // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1916. N 91.

Budantsev L. Yu. The fossil flora of the Paleogene climatic optimum in North Eastern Asia // Cenozoic plants and climates of the Arctic. Berlin, 1994. P. 297—313.

Candoll A. P. de Myrtaceae // Prodr. syst. nat. reg. vég. 1828. Vol. 3. P. 207—296.

Chaney R. W., *Sanborn E. I.* The Goshen flora of west central Oregon // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1933. N 439. P. 1—103.

Christophel D. C. Evolution of the Australian flora through the Tertiary // Plant Syst. Evol. 1989. Vol. 162. P. 63—78.

Christophel D. C., *Lys S. D.* Mummified leaves of two new species of *Myrtaceae* from the Eocene of Victoria, Australia // Aust. J. Bot. 1986. Vol. 34. P. 649—662.

Crane P. R., *Manchester S. R.*, *Dilcher D. L.* A preliminary survey of fossil leaves and well-preserved reproductive structures from the Sentinel Butte Formation (Paleocene) near Almont, North Dakota // Fieldiana Geol. Publ. 1990. Vol. 1418. N 20. 63 p.

Greenwood D. R. Middle Eocene megafloras from central Australia: earliest evidence for Australian sclerophyllous vegetation // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78 (Suppl. to N 6). P. 114—115.

Janson C. H. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest // Science. 1983. Vol. 219. P. 187—189.

Knobloch E., *Konzalova M.*, *Kvaček Z.* Die obereozäne Flora der Staré Sedlo-Schichtenfolge in Böhmen (Mitteleuropa) // Rozpravy Českého geologického ústavu. 1996. Sv. 49. P. 102—105.

Landrum L. R. A monograph of the genus *Myrceugenia* (*Myrtaceae*) // Flora Neotrop. Monogr. 1981. N 29. P. 1—137.

Landrum L. R. The development of the fruits and seeds of *Campomanesia* (*Myrtaceae*) // Brittonia. 1982. Vol. 34. N 2. P. 220—224.

Landrum L. R. Campomanesia, Pimenta, Blepharocalyx, Legrandia, Acca, Myrrhinium and *Luma* (*Myrtaceae*) // Flora Neotrop. Monogr. 1986. N 45. P. 1—179.

Landrum L. R., Stevenson D. Variability of embryos in subtribe *Myrtinae* (*Myrtaceae*) // Syst. Bot. 1986. Vol. 11. N 1. P. 155—162.

MacGinitie H. D. Middle Eocene flora from the cental Sierra Nevada // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1941. N 534. P. 1—178.

MacGinitie H. D. Fossil plants of the Florissant Beds, Colorado // Contrib. Paleontol. Carnegie Inst. Washington Publ. 1953. N 599. P. 1—198.

MacGinitie H. D. The Eocene Green River flora of northwestern Colorado and northeastern Utah // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1969. Vol. 83. P. 1—140.

MacGinitie H. D. An early Middle Eocene flora from the Yellowstone-Absaroka volcanic province, northwestern Wind River Basin, Wyoming // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1974. Vol. 108. P. 1—103.

Manchester S. R., Dilcher D. L., Wing S. L. Attached leaves and fruits of myrtaceous affinity from the Middle Eocene of Colorado // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. Vol. 102. P. 153—163.

Pigg K. B., Stockey R. A., Maxwell S. L. Paleomyrtinaea, a new genus of permineralized myrtaceous fruits and seeds from the Eocene of British Columbia and Paleocene of North Dakota // Can. J. Bot. 1993. Vol. 71. N 1. P. 1—9.

SUMMARY

Remnants of fruits with ovules and seed, found in the Lower Eocene deposits of the Northern Yakutia, are described as an extinct monophyletic genus *Paramyrtacicarpus* Ozerov gen. nov. with the species *P. plurilocularis* Ozerov sp. nov. Macro- and micromorphological characters of the fruits and seeds are given to justify the new taxon. The new genus is compared with the extant *Campomanesia pubescens* Berg and fossil *Paleomyrtinaea princetonensis* Pigg, Stockey et Maxwell and *Syzygioides americana* (Lesq.) Manchester, Dilcher et Wing.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.333.35(571.663)

© В. А. Бакалин

MACRODIPLOPHYLLUM IMBRICATUM (*SCAPANIACEAE*, *HEPATICAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

V. A. BAKALIN. *MACRODIPLOPHYLLUM IMBRICATUM* (*SCAPANIACEAE*, *HEPATICAE*), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF RUSSIA

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
Факс (81531)53007
E-mail: v_bak@aprec.ru

Поступила 15.05.2003
Окончательный вариант получен 23.12.2003

Macrodiplophyllum imbricatum впервые выявлен во флоре России и с о-ва Беринга (Командорские острова). Обсуждаются распространение и экология вида, а также его отличия от *M. plicatum*. Представлен ключ для определения всех видов рода *Macrodiplophyllum*.

Ключевые слова: *Macrodiplophyllum*, *Diplophyllum*, *Scapaniaceae*, *Hepaticae*, Командорские острова.

В июле 2002 г. автором на о-ве Беринга (Командорские острова) был собран *Macrodiplophyllum imbricatum* (M. A. Howe) Perss., ранее для России не указывавшийся. Этот вид впервые описан M. A. Howe (1901) как *Scapania imbricata* по сборам R. S. Williams из канадской провинции Юкон. Однако нахождение его там и указание locus classicus представляется сомнительным вследствие четко выраженной океанической приуроченности в распространении (Vitt, 1974; Steere, Inoue, 1978).

В дальнейшем вид был перенесен F. Stephani (1910) в род *Diplophyllum* Dumort. (*D. imbricatum* (M. A. Howe) Müll. Frib. ex Steph.). В 1928 г. H. Buch в работе, посвященной сем. *Scapaniaceae* Европы и Сибири, описал новый подрод *Macrodiplophyllum* H. Buch рода *Diplophyllum* и включил в него 2 вида — *Diplophyllum plicatum* Lindb. и *D. microdontum* (Mitt.) H. Buch. Через 21 год H. Persson (1949) возвел подрод в ранг отдельного рода — *Macrodiplophyllum* (H. Buch) Perss. и показал необходимость отнесения к нему еще и *Scapania imbricata* (как *Macrodiplophyllum imbricatum*). Этот новый род был принят многими бриологами, в том числе отечественными (см. Шляков, 1980: 112), хотя H. Inoue (1974) и R. M. Schuster (1974) считали, что его лучше рассматривать в качестве подрода, поскольку различия между *Diplophyllum* и *Macrodiplophyllum* сводятся главным образом к разнице в размерах.

Внутри сем. *Scapaniaceae* вопрос о степени родства родов *Scapania* с *Macrodiplophyllum* и *Macrodiplophyllum* с *Diplophyllum* очень сложен и требует дополнительных исследований. Следуя H. Persson (1949) и Р. Н. Шлякову (1980), я принимаю трактовку *Macrodiplophyllum* и *Diplophyllum* в качестве самостоятельных родов отдельных как друг от друга, так и от *Scapania*.

Морфологически *Macrodiplophyllum imbricatum* близок к *M. plicatum* (Lindb.) Perss., от которого отличается постоянно цельнокрайными листьями с более крупной спинной лопастью (до 0.75—0.95 от спинной против 0.4—0.6), практически не низбегающими брюшными лопастями листьев, более мелкими клетками по краю листа (с шириной 8—13 мкм против 10—16 мкм у *M. plicatum*) и относительно тонкостенными клетками внешнего слоя коры стебля (против очень сильно толстостенных). Окраска растений (ср. Потемкин, 2001) вряд ли может служить хорошим отличительным признаком. Так, растения с о-ва Беринга, кроме характерно оливково-коричнево окрашенных часто приобретают зеленовато-желтовато-буроватую пигментацию, также свойственную *M. plicatum*. Нестабильна и окраска стеблей, варьирующая от черной до бурой и желто-коричневой. Вариабельность окраски может быть объяснена режимом увлажнения и температурными условиями мест произрастания, а также их широтным положением.

Цельнокрайные листья, тонкопапиллозная кутикула, практически не низбегающая брюшная лопасть, постоянная стерильность, свидетельствуют, по мнению А. Д. Потемкина (2001), об эволюционной продвинутости вида.

На о-ве Беринга *Macrodiplophyllum imbricatum* является обычным компонентом, а иногда даже эдификатором покрова в ксеро- и ксеро-мезофитных тундровых группировках, достигая покрытия 50—60 % в мохово-лишайниковом ярусе. Наиболее обычные его спутники из печеночников — *Diplophyllum albicans* (L.) Dumort., *D. taxifolium* (Wahlenb.) Dumort., *Sphenolobus minutus* (Schreb.) Berggr., из мхов — виды рода *Dicranum*, *Dicranella* sp., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb., *Aulacomnium* sp. и др. Из лишайников в качестве сопутствующих чаще всего встречаются виды родов *Cladonia* и *Nephroma*. Кроме того, *M. imbricatum* иногда поселяется на кочках верховых болот поверх отмирающих сфагнов. Здесь он произрастает вместе с *Moerckia blyttii* (Moerck) Brockm., *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., *Lophozia savicziae* Schljak., *L. sudetica* (Nees ex Hueb.) Grolle, *Calypogeia muelleriana* (Schiffn.) Müll. Frib., *Schistochilopsis opacifolia* (Culm. ex Meyl.) Konstantinova и *Pleurocladula albescens* (Hook.) Grolle.

В Америке, как указывают Steere и Inoue (1978), *Macrodiplophyllum imbricatum* произрастает на скалах и в тенистых расщелинах в горах, в местах часто окутываемых туманом. На о-ве Беринга туманы являются повсеместным и почти постоянным явлением, что соответствует экологическим требованиям вида. Однако произрастает он здесь не на скалах и в их расщелинах, а на морских осадочных породах и верховых болотах. В известной степени это объясняется тем, что на о-ве Беринга (как и на Командорском архипелаге вообще) развиты мощные однотипные осадочно-вулканические отложения палеогенового и нижнемиоценового возраста (Камчатка..., 1974), практически полностью перекрывающие материнские кристаллические породы.

В связи с отсутствием описаний вида в русскоязычной литературе приводим его диагноз, составленный на основе материалов с о-ва Беринга и Аляски.

Растения 2—4 мм шир. и 1—4 см дл., оливково-коричневые до желтовато-зеленых и желто-бурых. Стебель желто-бурый до бурого и черного со слегка блестящей корой. Листья цельнокрайные, желобчатые, с почти не низбегающей, арковидно прикрепленной брюшной и коротко низбегающей спинной лопастями; в основании облегающие стебель. Спинная лопасть составляет (0.65) 0.75—0.95 по величине от брюшной, образуя угол со стеблем 30—60 (70°), продолговато языковидная, широко закругленная на верхушке. Брюшная лопасть образует со стеблем угол 35—75 (90°), широко закругленная, иногда тупо заостренная. Клетки листа 15—20 × 15—25 мкм в середине лопастей, по краю 8—13 мкм шир. Выводковые почки и органы размножения не известны (рис. 1, 2).

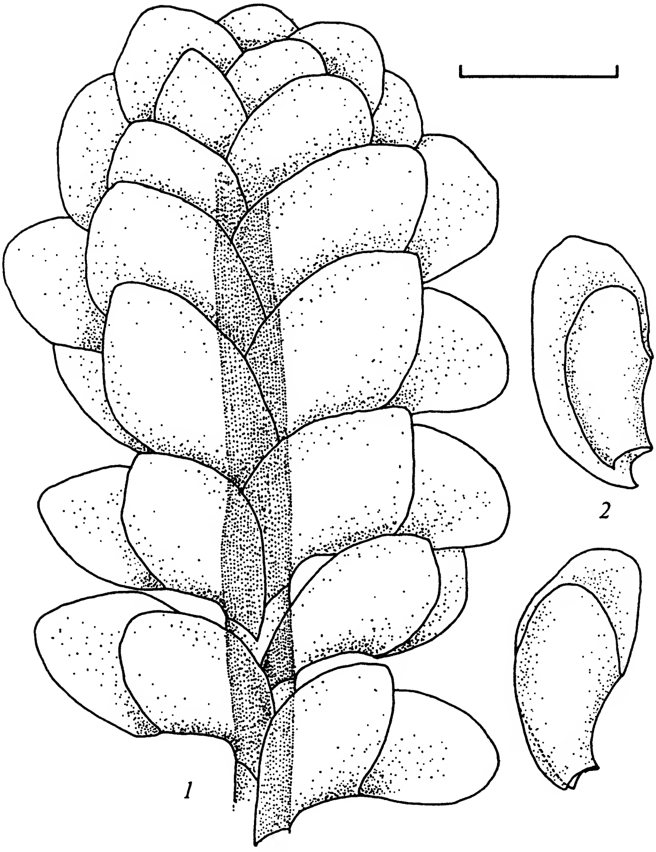


Рис. 1. *Macrodiplophyllum imbricatum* (M. A. Howe) Perss. (о-в Беринга, перевал бухта Передовая-бухта Перегребная, 10 VIII 2002, В. А. Бакалин, KPABG).

1 — общий вид; *2* — листья. Масштабная линейка — 1 мм.

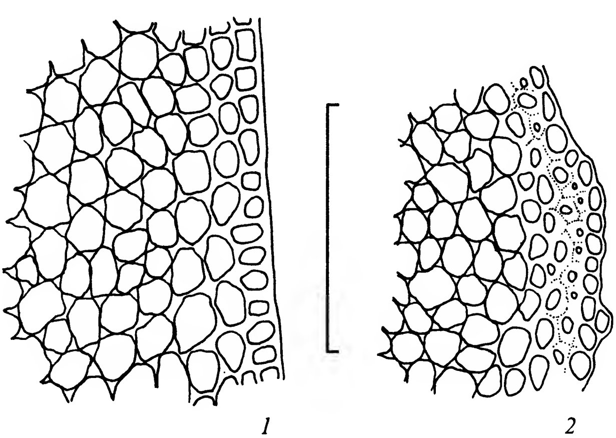


Рис. 2. *Macrodiplophyllum imbricatum* (M. A. Howe) Perss.

1 — клетки края листа: *2* — клетки краевой части среза стебля. Масштабная линейка — 100 мкм.

Некоторые изученные образцы (с о-ва Беринга — сборы В. А. Бакалина, с Аляски — Н. А. Константиновой): Россия, о-в Беринга: бухта Толстый Нос, 100 м над ур. м., 7 VIII 2002; перевал бухта Лисинская — бухта Передовая, 350 м над ур. м., 8 VIII 2002; долина р. Передовая, 200 м над ур. м., 10 VIII 2002; перевал бухта Передовая — бухта Перегребная, 350 м над ур. м., 10 VIII 2002; верховья р. Передовая, 300 м над ур. м., 11 VIII 2002; Казарменный мыс, бухта Гладковская, 30 м над ур. м., 15 VIII 2002. USA, Alaska: Kenai Mtns., Crow Pass, 200 m alt., 4 VII 1992; Kenai Mtns., Trail River, 200 m alt. 2 VII 1992; Talkeetna Mtns., Castle Mtn., 900 m alt., 5 VII 1992; Talkeetna Mtns., Hatcher Pass, 1300 m alt., 7 VII 1992.

Находку этого монтанного пацифического вида (Константинова, 2000) на о-ве Беринга можно было предвидеть. Этот печеночник распространен на западном побережье Северной Америки от Арктической Аляски до 50°с. ш., но становится сравнительно редким в Британской Колумбии южнее о-ва Ванкувер. Однако на ближайшем к Командорскому архипелагу острове у Алеутской гряды — Атту этот вид не обнаружен. Там был выявлен только *M. plicatum* (W. B. Schofield, pers. comm.). Учитывая общее распространение таксона, можно ожидать его нахождение на восточных побережьях Чукотки и Камчатки.

Находка *M. imbricatum* на о-ве Беринга представляет собой загадку. Неясно, как этот вид, не размножающийся вегетативно и генеративно (или размножающийся крайне редко), мог быть занесен на остров, появившийся над поверхностью океана (по данным спорово-пыльцевого и диатомового анализов) лишь в начале среднего плейстоцена (Камчатка..., 1974).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *MACRODIPLOPHYLLUM*

При составлении использованы работы Steere, Inoue (1978) и Potemkin (2002)

1. Спинная лопасть листа косо сердцевидная, клетки листа с грубо папиллозной кутикулой, киль полукругло изогнут, килево-стеблевой угол на конце составляет 110—180° со стеблем . . . . . . *M. microdontum*.

— Спинная лопасть листа продолговато-языковидная до серповидной, клетки листа со слабо папиллозной кутикулой, киль в верхней половине почти прямой до слабо согнутого (не более 100° со стеблем) . . . . . . 2.

2. Площадь спинной лопасти листа составляет (0.65) 0.75—0.95 брюшной, угол между линиями направления лопастей 10—30 (45)°, листья цельнокрайные, клетки по краю листа с шириной 8—13 мкм, внешние клетки корового слоя стебля с относительно слабо утолщенными стенками . . . . . . *M. imbricatum*.

— Площадь спинной лопасти листа составляет 0.4—0.6 брюшной, угол между линиями направления лопастей 25—60 (70)°, листья почти цельнокрайные, реже короткозубчатые, клетки по краю листа с шириной 10—16 мкм, внешние клетки корового слоя стебля с сильно утолщенными стенками . . . . . . *M. plicatum*.

Благодарности

Автор признателен заместителю директора Командорского государственного заповедника С. В. Загребельному за помощь в проведении полевых исследований, А. Д. Потемкину за ценные замечания, а также Н. А. Константиновой за предоставленные ею образцы из Аляски.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48874 и № 03-04-49304) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камчатка, Курильские и Командорские острова / Под ред. И. В. Лучицкого. М., 1974. 439 с.

Константинова Н. А. Анализ ареалов печеночников Севера Голарктики // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 29—94.

Потемкин А. Д. Эволюция, филогения и классификация семейства *Scapaniaceae* (*Hepaticae*): Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2001. 338 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР. Л., 1980. Т. 4. 221 с.

Buch H. Die Scapanien Nordeuropas und Sibiriens. II. Systematischer Teil // Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol. 1928. Vol. 3. N 1. P. i—iv, 1—197.

Howe M. A. Contributions to the botany of the Yukon Territory. I. An enumeration of the *Hepaticae* collected by R. S. Williams, 1898—1899 // Bull. New York Bot. Gard. 1901. Vol. 2. P. 101—105.

Inoue H. Illustrations of Japanese *Hepaticae*. Tokyo, 1974. Vol. 1. vii + 189 p.

Persson H. Studies in the Bryophyte Flora of Alaska-Yukon // Svensk. Bot. Tidskr. 1949. Vol. 43. P. 491—533.

Potemkin A. D. Phylogenetic system and classification of the family *Scapaniaceae* Mig. emend. Potemkin (*Hepaticae*) // Ann. Bot. Fennici. 2002. Vol. 39. P. 309—334.

Steere W. C., *Inoue H.* The *Hepaticae* of Arctic Alaska // Journ. Hattori Bot. Lab. 1978. N 44. P. 251—345.

Stephani F. Species Hepaticarum. Geneve et Bale, 1910. Vol. 4. 824 p.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America East of the Hundredth Meridian. New York, 1974. Vol. 3. 880 p.

Vitt D. H. The mosses reported for the Yukon Territory // Journ. Hattori Bot. Lab. 1974. N 38. P. 299—312.

SUMMARY

Macrodiplophyllum imbricatum (M. A. Howe) Perss. (*Scapaniaceae*, *Hepaticae*) is recorded for the first for Russia in Bering Island (Commander Archipelago). Distribution and ecology of the species as well as its morphological distinctions from *M. plicatum* are considered. Identification key to species of the genus *Macrodiplophyllum* (H. Buch) Perss. is provided.

УДК 581.9(571.6) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© А. В. Ермошкин

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В БАССЕЙНЕ НИЖНЕГО АМУРА

A. V. ERMOSCHKIN. FLORISTIC RECORDS OF VASCULAR PLANTS IN THE LOWER AMUR BASIN

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680063 Хабаровск, ул. Ким-Ю-Чена, 65
Факс (4212) 32-57-55
E-mail: dmitry@ivep.khv.ru, flora@iver.khv.ru

Поступила 09.12.2003

Приведены сведения о новых пунктах произрастания некоторых видов растений, редких для флоры бассейна Нижнего Амура. *Leontopodium conglobatum* впервые приводится для Хабаровского края.

Ключевые слова: флора скал, редкие виды, сосудистые растения, Нижний Амур, Хабаровский край.

В результате экспедиционных исследований автора, проведенных в течение последних лет с целью изучения флоры береговых скал Нижнего Амура в пределах Комсомольского и Ульчского районов Хабаровского края, были выявлены новые местообитания редких сосудистых растений и впервые обнаружен во флоре Хабаровского края *Leontopodium conglobatum*.

Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Гербарные образцы растений, собранных автором, хранятся в Институте водных и экологических проблем Дальневосточного отделения (ДВО) РАН, дубликаты переданы в Гербарий Биолого-почвенного института ДВО РАН и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН.

Corydalis gorinensis Van. Узколокальный эндемик бассейна р. Горин. Впервые описан с территории Комсомольского государственного природного заповедника (Ван, 1984). Наш пункт сбора является крайней северо-восточной точкой распространения этого вида.

Среднее течение р. Горин, кустарниковые заросли на карнизах береговых скал; каменистые склоны северо-восточной экспозиции напротив устья р. Боктор, рассеянно и небольшими группами, 25 V 1993.

Koeleria cristata (L.) Pers. — Евроазиатско-североамериканский вид. В субокеанической зоне Дальнего Востока изредка встречается на скалах и остепненных склонах. Ближайший пункт сбора — в бассейне р. Амгунь (Пробатова, 1985).

Верховья р. Гур, скалы Кокдзяму, правый берег р. Гур (3 км ниже р. Дюкали), лужайки на карнизах и расщелины известняковых скал южной экспозиции, 19 VII 2002.

Leontopodium conglobatum (Turcz.) Hand.-Mazz. — Южносибирский лесостепной вид, заходящий в Монголию и Китай и достигающий бассейна Амура. Ранее самый восточный пункт сбора приводился для запада Еврейской Автономной области (Баркалов, 1992).

Верховья р. Гур, скалы Кокдзяму, правый берег р. Гур (3 км ниже р. Дюкали), расщелины известняковых скал, лужайки на карнизах, небольшими куртинами и одиночно в разнотравно-злаковых сообществах, 19 VII 2002.

Spodiopogon sibiricus Trin. — Восточносибирско-японский вид. Наш пункт сбора является крайней северо-восточной точкой распространения этого вида.

Верховья р. Гур (3 км ниже р. Дюкали), скалы Кокдзяму, остепненный каменистый склон южной экспозиции, 13 VI 2002.

Tephroseris praticola (Schischk. et Serg.) Holub s. l. — Сибирско-дальневосточный вид. Наш пункт сбора является крайней юго-восточной точкой распространения этого вида.

Верховья р. Гур (3 км ниже р. Дюкали), скалы Кокдзяму, лужайки на карнизах и расщелины скал, одиночно и небольшими группами в злаково-разнотравных сообществах, 19 VII 2002.

Thymus ussuriensis Klok. — Эндемик Дальнего Востока России, ранее был известен из Приморья и приустьевой части Амура. Обнаруженное нами местонахождение растения сокращает разрыв ареала между приморской и приамурской ценопопуляциями.

Окрестности пос. Де-Кастри, южный склон г. Давыдова, каменистые склоны, небольшими куртинами в злаково-разнотравных сообществах, 25 VIII 2002.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам Биолого-почвенного института ДВО РАН (г. Владивосток) Н. С. Пробатовой и В. Ю. Баркалову за ценные консультации при определении растений, а также сотрудникам Института водных и экологических проблем ДВО РАН (г. Хабаровск) С. Д. Шлотгауэр и М. В. Крюковой за советы и замечания в ходе выполнения работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Leontopodium conglobatum (Turcz.) Hand.-Mazz. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6 / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1992. С. 182.

Ван В. М. Новый вид рода *Corydalis* (*Papaveraceae*) из Хабаровского края // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 4. С. 554—557.

Пробатова Н. С. Koeleria cristata (L.) Pers. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. С. 166.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Information is given on new localities in the Lower Amur basin where some rare species occur. *Leontopodium conglobatum* is recorded for the first time for Khabarovsk Territory.

УДК 581.96(4778) Бот. журн., 2004 г., т. 89, № 6

© В. И. Мельник

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ФЛОРЫ ВОЛЫНСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ (УКРАИНА)

V. I. MELNIK. NEW SPECIES TO THE FLORA OF VOLHYNIAN UPLAND (UKRAINE)

Национальный ботанический сад им. Н. Н. Гришко НАН Украины
01014 Киев, ул. Тимирязевская, 1
Факс (044) 2950480
E-mail: melnik@botanical-garden.kiev.ua
Поступила 15.01.2003

Приведены сведения о новых для флоры Волынской возвышенности (Украина) видах *Arum besserianum*, *Carlina onopordifolia*, *Paeonia tenuifolia* и *Pulsatilla grandis*.

Ключевые слова: флора, новые виды, Волынская возвышенность, Украина.

Волынская возвышенность расположена в северо-западной части Украины на юге Волынской и Ровенской областей и на крайнем севере Львовской обл. Она представляет собой уголок лесостепи, окруженный полесскими ландшафтами. На западе долина р. Западный Буг служит границей между Волынской возвышенностью и Люблинской возвышенностью Польши, на юге узкая полоса Острожской долины отделяет Волынскую возвышенность от Подольской, на севере и востоке Волынская возвышенность граничит с Волынским и Житомирским Полесьем. Вопрос о месте Волынской возвышенности в системе ботанико-географического районирования дискуссионный. А. Л. Тахтаджян (1978) относит ее к Восточноевропейской флористической провинции, Б. В. Заверуха (1985) — к Центральноевропейской флористической провинции Голарктики. Положение Волынской возвышенности на стыке флористических провинций и своеобразная история развития ее растительного покрова, ядро которого сохранилось с третичного периода (Пачоский, 1910), обусловливают значительное флористическое разнообразие.

Несмотря на длительную историю изучения начиная с В. Бессера (Besser, 1822), флора Волынской возвышенности изучена недостаточно полно. Во время флористических исследований в 2002—2003 гг. нами были выявлены новые для флоры этого региона виды — *Arum besserianum* Schott, *Paeonia tenuifolia* L., *Pulsatilla grandis* Wend. и вид, который считался вымершим на Волынской возвышенности — *Carlina onopordifolia* Bess. ex Szaf. Kucz. et Pawl. Все 4 вида являются редкими для Украины; *C. onopordifolia*, *P. tenuifolia* и *P. grandis* внесены в Красную книгу Украины (Червона..., 1996). Гербарные образцы новых для Волынской возвышенности видов переданы в гербарий Национального ботанического сада им. М. М. Грышко НАН Украины.

Arum besserianum Schott — карпатско-подольский вид, викарный западноевропейскому *A. maculatum* L. Он широко распространен на Подольской возвышенности и редок в Карпатах (Вісюліна, 1950; Дубовик, 1991; Ткачик, 1993 и др.). В 2002 г. нами он впервые был обнаружен на Волынской возвышенности в ясеневом лесу в 53 квартале Вовковыйского лесничества Млыновского гослесхоза (Млыновский р-н Ровенской обл.). Этот массив леса приурочен к долине небольшого лесного ручья и занимает площадь около 5 га. Основу древостоя составляет *Fraxinus excelsior* L. 100-летнего возраста. Популяция *A. besserianum* занимает площадь около 400 м^2. Средняя плотность особей в популяции составляет 0.1 особь на 1 м^2, максимальная плотность в некоторых местах достигает 2—3 особей на 1 м^2. Учитывая научную и фитосозологическую ценность единственного на Волынской возвышенности местонахождения *A. besserianum*, ясеневый лес в 53-м квартале Вовковыйского лесничества необходимо исключить из пользования и взять под охрану на правах ботанического заказника.

Carlina onopordifolia Bess. ex Szaf. Kucz. et Pawl. в Украине был впервые обнаружен на Подолии и приведен под названием *C. acanthifolia* В. Бессером (Besser, 1822). Польские ботаники В. Шафер, С. Кульчински, Б. Павловски описали этот вид как *C. onopordifolia* и привели его в первом и пяти последующих изданиях Определителя растений Польши (Szafer et al., 1986). Вопрос о видовой самостоятельности этого растения требует специального изучения. Монографы рода *Carlina* H. Meusel и A. Kästner (1994) отождествляют *C. onopordifolia* с *C. acanthifolia*, ареал которого охватывает пространство от Пиренеев до Балкан в Средиземноморье, плато Косс и Центральный массив во Франции, Швейцарские Альпы, Южные Карпаты и Доброджу в Румынии и Волыно-Подольскую возвышенность в Украине.

Некоторые авторы (Клоков, 1962; Чопик, 1978; Красная..., 1984, Заверуха, 1985) отнесли *C. onopordifolia* к эндемикам Волыно-Подолии, однако это является неправильным, поскольку 4 местонахождения этого вида известны в Польше на Люблинской и Малопольской возвышенностях (Jasiewicz, Pawłowski, 1956; Poznanska, 1991; Polska..., 1993).

В Украине в пределах Подолии было обнаружено 16 местонахождений *Carlina onopordifolia*; к настоящему времени сохранилась только половина из них (Заверуха, 1985; Червона..., 1996). Сведения о географическом распространении *C. onopordifolia* на Волыни ограничены упоминанием о его произрастании в XIX в. в окрестностях с. Звиняче (Гороховский р-н Волынской обл.) (Шмальгаузен, 1895). К настоящему времени это местонахождение не сохранилось, поэтому вид считался исчезнувшим из состава флоры Волынской возвышенности (Червона..., 1996).

Нами выделено новое местонахождение *C. onopordifolia* на Волынской возвышенности на останцевой горе Смордва в окрестностях с. Смордва (Млыновский р-н Ровенской обл.). Популяция *C. onopordifolia* на горе Смордва малочисленная. Выявлено до 5 генеративных особей. Для сравнения укажем, что численность особей в популяциях вида в Польше составляет от 14 до 1000 особей (Polska..., 1993).

Paeonia tenuifolia L. — европейско-кавказско-малоазиатский вид, который в Украине распространен преимущественно в Крыму и на юго-востоке равнинной части; отдельные местонахождения вида известны в Левобережной Лесостепи и на Подолии (Вісюліна, 1953; Носова, 1977; Atlas..., 1991). Вид наиболее редок на Волыно-Подолии, где он был впервые зафиксирован в окрестностях с. Краснец (Балтский р-н Одесской обл.) И. И. Шмальгаузеном (1895). Это местонахождение до сих пор является единственным достоверно установленным на Подолии. Указание на произрастание вида в окрестностях г. Каменец-Подольский (Носова, 1973) со ссылкой на И. И. Шмальгаузена (1895) является ошибочным.

Нами впервые было выявлено местонахождение *P. tenuifolia* в 400 км на север от упомянутого с. Краснец на Волынской возвышенности на Вишневой горе в окрестностях с. Городок (Ровенская обл.). Единственная особь *P. tenuifolia* была найдена на стыке между кустарниковой и лугово-степной растительностью в сообществе *Thelycrania sanguinea* (L.) Fourr. и популяции *Iris hungarica* Waldst. et Kit. Растение отличалось необычно высоким ростом — 1.5 м и хорошим развитием побегов. Растение *P. tenuifolia* было обнаружено 4 мая 2002 г. в цветущем состоянии и имело один цветок.

Эколого-ценотические условия местообитаний *P. tenuifolia* на Вишневой горе аналогичны таковым в других частях ареала, где вид преимущественно входит в состав луговых степей, в которых доминируют *Festuca valesiaca* Gaudin, *Carex humilis* Leyss., *Stipa capillata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers. (Носова, 1973). Согласно И. К. Пачоскому (1910), *P. tenuifolia* является третичным реликтом флоры Волыно-Подолии. С изменением климатических условий произошли изменения в ареале вида, который первоначально был непрерывным (Носова, 1973). Очевидно, регрессивные изменения в распространении вида усилились в связи с все возрастающим антропогенным воздействием на природную среду. Как наиболее декоративный вид флоры луговых степей *P. tenuifolia* могла быть подвержена истреблению еще до начала флористических исследований.

Pulsatilla grandis Wend. эндемик флоры Европы. Во «Флоре Европы» (Tutin, 1964) и в «Атласе флоры Европы» (Atlas..., 1989) его рассматривают как подвид *Pulsatilla vulgaris* Mill. — *P. vulgaris* subsp. *grandis* (Wend.) Zam. От типового подвида этого вида (*P. vulgaris* subsp. *vulgaris*) он отличается появлением листьев после цветков, листовой пластинкой из 40 долек и широкими эллиптическими сегментами околоцветника. У *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* же листья появляются одновременно с цветками, листовая пластинка состоит из более чем 100 долек, сегменты околоцветника узкоэллиптические. Оба подвида географически обособлены. Ареал *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* занимает территорию от северо-восточной Англии и южной Франции до Южной Скандинавии, а ареал *P. vulgaris* subsp. *grandis* — Центральную и Восточную Европу (Tutin, 1964; Atlas..., 1989). На стыке ареалов этих 2 подвидов в долине верхнего Дуная расположена зона интрорегрессивной гибридизации между ними (Kornaś, Medwecka-Kornaś, 1986). По нашему мнению, *P. grandis* является самостоятельным видом.

Вид является редким в пределах всего ареала, особенно на его восточном пределе. На территории Украины он встречается в Карпатах, на Хотинской, Подольской и Приднепровской возвышенностях. Зафиксировано 10 местонахождений вида на Подольской, 1 на Хотинской и 2 на Приднепровской возвышенности (Вісюліна, 1953; гербарии KW и KWHA). На Приднепровской возвышенности вид, очевидно, не сохранился. А. Рогович находил это растение на Байковой горе в Киеве в середине XIX в. (гербарий KW). В последний раз вид отмечался на Приднепровской возвышенности в 20-е годы XX в. на Чернечей горе в окрестностях с. Яблуновка в Смилянском р-не Черкасской обл. Ю. Д. Клеоповым (1928).

На Волынской возвышенности *P. grandis* был найден нами впервые. Он произрастает совместно с *Carlina onopordifolia* на горе Смордва в окрестностях с. Смордва в Млыновском р-не Ровенской обл. Популяция приурочена к вершине горы и входит в состав формации Cariceta humilis. Вместе с *Adonis vernalis* L. он образует первый ранневесенний аспект. Условия местообитаний *P. grandis* на Волынской возвышенности аналогичны таковым на Подольской возвышенности, где он входит в состав ассоциаций Stipa capillata + Potentilla arenaria, Botriochloa ischaenum + + Inula ensifolia (Любінська, 1987).

Волынская популяция *P. grandis* занимает площадь около 20 м^2. Плотность популяции — 1—3 взрослые особи на 1 м^2, численность — около 50 особей. Для сравнения укажем, что исследованная Л. Г. Любинской (Любінська, 1987, 1988) подольская популяция вида вблизи с. Демшин Каменец-Подольского р-на Хмельницкой обл. имеет плотность 9 особей на 1 м^2. В возрастном спектре преобладают виргинильные и генеративные особи, что объясняется невысокой жизнестойкостью семян и выкашиванием растений в период их созревания. Отмеченные факторы отрицательно влияют на состояние и волынской популяции *P. grandis*. Крайне негативно влияет на состояние популяции этого редкого вида также выжигание травы ранней весной.

Учитывая научную и фитосозологическую ценность растительности горы Смордва, в состав которой входят единственные на Волынской возвышенности популяции *Carlina onopordifolia* и *Pulsatilla grandis*, ее необходимо взять под охрану на правах ботанического заказника общегосударственного значения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вісюліна О. Д. Родина кліщинцеві — *Araceae* Neck. // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 5—14.

Вісюліна О. Д. Родина жовтецеві — *Ranunculaceae* Juss. // Флора УРСР. Київ, 1953. Т. 5. С. 14—152.

Дубовик О. Н. О номенклатуре двух близких видов *Arum alpinum* и *A. besserianum* (*Araceae*) флоры Украины // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1156—1159.

Заверуха Б. В. Флора Волыно-Подолии и ее генезис. Киев, 1985. 192 с.

Клеопов Ю. Д. Рештки степової рослинності в Черкаській окрузі. // Охорона пам'яток природи на України, 1928. Вип. 2. С. 61—67.

Клоков М. В. Рід відкасник — *Carlina* // Флора УРСР. Київ, 1962. Т. 11. С. 419—431.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезнования виды животных и растений / Под ред. А. М. Бородина. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Любінська Л. Г. Стан популяції деяких рідкісних видів Кам'янецького Придністров'я та охорона фітогенофонду // Укр. бот. журн. 1987. Т. 44. № 4. С. 46—48.

Любінська Л. Г. Біологічні особливості *Pulsatilla grandis* Wend. в умовах Кам'янецького Придністров'я (УРСР) // Там же. 1988. Т. 45. № 4. С. 68—70.

Носова Л. М. Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М., 1977. 188 с.

Пачоский И. К. Основные черты развития флоры Юго-Западной России. Херсон, 1910. 430 с.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

Ткачик В. П. Рід *Arum* у західній частині України // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 4. С. 40—46.

Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонка. Київ, 1996. 606 с.

Чопик В. И. Редкие и исчезающие растения Украины. Киев, 1978. 212 с.

Шмальгаузен И. Флора средней и южной части России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1895. 752 с.

Atlas florae Europaea / Ed. by J. Jalas, J. Souminen. Helsinki, 1989, 1991. Vol. 8. 261 p.; Vol. 9. 110 p.

Besser V. S. Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia, gub. Kiiovienski, Bessarabia... Vilnae, 1822. 111 p.

Jasiewicz A., Pawłowski B. Nowe stanowisko *Carlina onopordifolia* Bess. w Polsce // Fragm. Flor. Geobot. 1956. N 2. S. 12—19.

Kornaś J., Medwecka-Kornaś A. Geographia roślin. Warszawa, 1986. 528 p.

Meusel H., Kästner A. Lebensgeschichte der Gold und Silberdisteln. Monographie der mediterran—mitteleuropäischen Compositen—Gattung Carlina. Wien, 1994. 657 S.

Polska Czerwona Księga roślin / Ed. by K. Zarzycki, R. Kaźmierczakowa. Kraków, 1993. 310 p.

Poznańska Z. Stan populacji dziewięćsiłu popłochlistnego *Carlina onopordifolia* Besser w Polsce w 1990 rocu // Chrońmy Przyrody Ojczysta. 1991. Vol. 47. N 4. P. 41—51.

Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B. Rośliny Polskie. Wydanie 5. Warszawa, 1986. 1020 p.

Tutin T. G. Pulsatilla Miller // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 219—221.

SUMMARY

The records are presented of new species of the flora of Volhynian Upland (Ukraine): *Arum besserianum* Schott, *Carlina onopordifolia* Bess. ex Szaf., Kucz. et Pawł., *Paeonia tenuifolia* L., *Pulsatilla grandis* Wend. Details of their chorology, ecology and coenology are described. Recommendations on protection of the species populations are proposed.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.1

© И. М. Кокшеева

К МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПЫЛЬЦЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *RHODODENDRON* (*ERICACEAE*)

I. M. KOKSHEEVA. A METHOD OF VIABILITY DETERMINATION IN POLLEN GRAINS OF *RHODODENDRON* (*ERICACEAE*) REPRESENTATIVES

Ботанический сад-институт ДВО РАН
690000 Владивосток, ул. Маковского, 142
Факс (4232) 38-80-41
E-mail: koksheeva@yandex.ru
Поступила 16.12.2003

Модифицирован метод проращивания пыльцы у представителей рода рододендрон. Метод апробирован на пыльце 16 видов, культивируемых в Ботаническом саде-институте ДВО РАН.

Ключевые слова: *Rhododendron*, пыльца, жизнеспособность, метод определения.

Показатель жизнеспособности пыльцы имеет большое значение при проведении гибридизации у растений. Существуют различные методы определения жизнеспособности пыльцы. Химические методы основаны на способности пыльцевых зерен адсорбировать определенные химические красители и окрашиваться в зависимости от своей жизнеспособности. Обычно используют реакцию на пероксидазу (Шардакова, 1940). Этот метод сравнительно прост, однако имеет недостатки, так как снижение активности пероксидазы не всегда коррелирует с утратой жизнеспособности пыльцы (Фетисов, Крюкова, 1960). В настоящее время широко используется метод проращивания пыльцы на искусственных питательных средах, который дает более достоверные результаты.

Качество пыльцы рододендронов определяется многими факторами: видовыми особенностями, климатическими условиями, степенью зрелости пыльцы и др. К одной из самых первых работ по изучению жизнеспособности пыльцы у рода относится работа P. Rittinghaus (1887), в которой оптимальным для прорастания пыльцы *Rhododendron hybridum* Ker-Gaw признан 5—10 %-й раствор тростникового сахара. Исследования Р. Я. Кондратович (1981) показали, что пыльца рододендронов, произрастающих в Латвии, лучше всего прорастает на 6—10 %-м растворе сахарозы. Согласно данным И. А. Каурова (1959), пыльца *R. dohuricum* может прорастать не только на растворах глюкозы, но и в дистиллированной воде.

В данной работе приведена модифицированная методика проращивания пыльцы 16 видов и форм рододендронов, произрастающих в условиях интродукции на юге Приморья.

Материал и методика

В качестве объектов исследования послужила пыльца *Rhododendron canadense* (L.) Torr., *R. canadense* var. *album*, *R. catawbiense* Machx., *R. hybridum* Hort., Влияние лимонной кислоты и глюкозы на жизнеспособность пыльцы и длину пыльцевых трубок рододендронов

Виды и формы	Лимонная кислота, %			5 %-ный раствор глюкозы и лимонная кислота, %			10 %-ный раствор глюкозы и лимонная кислота, %			15 %-ный раствор глюкозы и лимонная кислота, %			20 %-ный раствор глюкозы и лимонная кислота, %		
	0.01	0.03	0.05	0.01	0.03	0.05	0.01	0.03	0.05	0.01	0.03	0.05	0.01	0.03	0.05
Rhododendron canadense	$\frac{100}{22}$	—	—	$\frac{100}{171.6}$	—	—	$\frac{100}{143}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. canadense var. *album*	$\frac{100}{48.4}$	—	—	$\frac{100}{154}$	—	—	$\frac{100}{90.2}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. catawbiense	$\frac{100}{242}$	—	—	$\frac{100}{255.2}$	—	—	$\frac{100}{272.8}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. hybridum	$\frac{66}{110}$	—	—	$\frac{66}{147.4}$	—	—	$\frac{83}{286}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. japonicum	$\frac{100}{180.4}$	$\frac{100}{129.8}$	—	—	$\frac{52}{46.2}$	$\frac{100}{72.6}$	—	$\frac{100}{79.2}$	$\frac{100}{66}$	—	—	$\frac{34}{19.8}$	$\frac{35}{13.2}$	—	—
R. japonicum var. *aureum*	$\frac{100}{132}$	—	—	$\frac{100}{154}$	$\frac{68}{70.4}$	—	$\frac{100}{114.4}$	—	—	$\frac{64}{26.4}$	—	—	—	—	—
R. luteum	$\frac{52}{11}$	—	—	$\frac{100}{145.2}$	—	—	$\frac{100}{134.2}$	—	—	—	$\frac{33}{35.2}$	—	—	—	—
R. mucronulatum	$\frac{100}{171.6}$	—	—	$\frac{100}{121}$	$\frac{100}{114.4}$	—	$\frac{23}{11}$	$\frac{100}{39.6}$	—	—	—	—	—	—	—
R. obtusum var. *kaempferi*	$\frac{100}{79.2}$	$\frac{12}{13.2}$	—	$\frac{100}{140.8}$	$\frac{6.6}{11}$	—	$\frac{100}{171.8}$	$\frac{67}{22}$	—	—	—	—	—	—	—
R. obtusum var. *album*	$\frac{100}{222.2}$	$\frac{100}{92.4}$	—	$\frac{100}{167.2}$	$\frac{100}{50.6}$	—	$\frac{100}{127.6}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. poukhanense	$\frac{100}{266.2}$	$\frac{26}{37.4}$	—	$\frac{100}{246.4}$	—	—	$\frac{100}{156.2}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. roseum	$\frac{100}{114.4}$	$\frac{100}{33}$	—	$\frac{56}{11}$	$\frac{100}{112.2}$	—	$\frac{100}{167.2}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. schlippenbachii	$\frac{100}{224.4}$	$\frac{84}{33}$	—	$\frac{100}{37.4}$	$\frac{100}{92.4}$	$\frac{52}{35.2}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—
R. sichotense	$\frac{100}{22}$	$\frac{86}{52.8}$	—	—	$\frac{100}{92.4}$	$\frac{100}{83.6}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—

R. smirnowii	$\frac{100}{143}$	$\frac{13}{33}$	—	$\frac{100}{259.6}$	—	—	$\frac{100}{253}$	—	—	—	—	—	—	—	—
R. vaseyi	—	—	$\frac{82}{33}$	—	—	$\frac{100}{41.8}$	—	—	$\frac{84}{37.4}$	—	—	—	—	—	—

Примечание. В числителе — жизнеспособность пыльцы, %; в знаменателе — длина пыльцевых трубок, мкм.

R. japonicum (A. Gray) Suring, *R. japonicum* var. *aureum* Wils, *R. luteum* Sweet, *R. mucromilatum* Turcz., *R. obtusum* (Zindl.) Planch. var. *kaempferi* (Planch.) Wils., *R. obtusum* var. *album*, *R. poukhanense* Levl., *R. roseum* (Loisel.) Rehd., *R. schlippenbachii* Maxim., *R. sichotense* Pojark., *R. smirnowii* Trautv., *R. vaseyi* A. Gray, культивируемых на территории Ботанического сада-института ДВО РАН. Пыльцевые зерна рододендронов собраны в тетрады, которые соединены между собой висциновыми нитями.

Для проращивания такой пыльцы использовали дистиллированную воду, раствор глюкозы различной концентрации (5, 10, 15, 20 %) с добавлением раствора лимонной кислоты в концентрации (0.01, 0.02, 0.03 %) (см. таблицу). Пыльцу собирали в утренние часы сразу после распускания цветков. Для сбора пыльцы использовали препаровальную иглу, которой извлекали пыльцу из пыльников. Для проращивания пыльцы использовали чашки Петри, на дно которых капали немного воды, чтобы защитить каплю среды от испарения. В чашку помещали предметное стекло, под которое подкладывали спички. На предметное стекло наносили 5 капель одной из питательных сред на расстоянии друг от друга, далее препаровальной иглой на поверхность среды наносили пыльцу. Проращивание пыльцы осуществлялось на свету при комнатной температуре 17—19 °С и в термостате при 24 °С. Просмотр препаратов производился под микроскопом через 24 ч после посева пыльцы. Подсчитывалось число проросших и не проросших пыльцевых зерен в 5 полях зрения микроскопа по каждому препарату. Длина пыльцевых трубок измерялась в мкм. За оптимальную питательную среду была взята та, на которой средний процент проросшей пыльцы оказался наивысшим и соответствовал максимальной длине пыльцевых трубок.

Результаты и обсуждение

Использование воды в качестве среды для прорастания пыльцы не дало положительных результатов. Пыльца не прорастала также на растворе глюкозы различных концентраций. Согласно работе Г. Молиша (1893), который один из первых изучил влияние органических кислот на жизнеспособность пыльцы растений, в частности, рододендронов, в искусственные питательные среды была добавлена лимонная кислота (л. к.). Это позволило добиться высокого процента прорастания пыльцевых зерен.

Результаты свидетельствуют, что рододендроны в условиях юга Приморья формируют пыльцу с высокой жизнеспособностью (см. таблицу). Максимальная жизнеспособность пыльцы 16 видов и форм рододендронов наблюдалась на средах следующего состава: 0.01—0.03 %-й раствор л. к.; 5 %-й раствор глюкозы с 0.01, 0.03 и 0.05 %-м раствором л. к., 10 %-й раствор глюкозы с 0.01 %-м раствором л. к. Полученные данные подтверждены в ходе повторных опытов в 2003 г. Содержание чашек Петри с пыльцой при разных температурных режимах показало преимущества использования термостата и температуры +24 °С. Таким образом,для проращивания пыльцы рододендронов разных видов можно предложить 2 питательные среды: 5 %-й раствор глюкозы с добавлением 0.01 или 0.03 %-го раствора л. к. и температура +24 °С. В ходе эксперимента было отмечено, что одиночно разбросанная в питательной среде пыльца имеет более короткие пыльцевые трубки, а пыльца, находящаяся в скоплениях, наиболее длинные. Это дает возможность предполагать, что пыльца выделяет в питательную среду определенные вещества, которые положительно влияют на прорастание. В результате проведенных экспериментов были подобраны оптимальная питательная среда и температурный режим для проращивания пыльцы рододендронов.

Выводы

1. Оптимальным для проращивания пыльцы рододендронов разных видов является 5 %-й раствор глюкозы с добавлением 0.01 или 0.03 %-го раствора лимонной кислоты.

2. Большое значение для прорастания имеет густота посева на питательной среде: чем гуще высеяна пыльца, тем лучше она прорастает и тем длиннее пыльцевые трубки.

3. Оптимальная температура для проращивания пыльцы рододендронов Приморья составляет 24 °С.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта «Ведущие школы России» (НШ — 2148.2003.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кауров И. А. Качество пыльцы и семян интродуцированных дальневосточных древесных пород // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 8. С. 1162—1170.

Кондратович Р. Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Рига. 1981. 151 с.

Фетисов Г. Г., Крюкова Н. С. Сравнительная оценка некоторых лабораторных методов определения жизнеспособности пыльцы яблони и их практическое значение // Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. 1960. Вып. 9—10. С. 119.

Шардаков В. С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений // ДАН СССР. 1940. Т. 26. № 3. С. 273.

Molisch H. Zur Physiologe des Pollens mit besonderer Rucksicht auf die chemitropischen Bewegungen der Pollenschlauche // Sitz. Ber. K. Akad. Wien. Math-nat. Kl. 1893. N 102. S. 425.

Rittinghaus P. Ueber die Widerstandsfahigkeit des Pollens gegen aussere Einflusse // Verh. Rhienland. 1887. N 43. S. 123.

SUMMARY

A standard method of determination of pollen viability was modified by adding the citric acid. 15 variants of nutrient mediums were tested. Optimum nutrient mediums for *Rhododendron* proved to have low glucose and the citric acid concentrations.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© С. С. Иконников

ОБ УЧАСТИИ Н. П. ИКОННИКОВА-ГАЛИЦКОГО И ПАУЛЯ ЭЛЛЕНА В СОЗДАНИИ «ФЛОРЫ СССР»

S. S. IKONNIKOV. ON PARTICIPATION OF N. P. IKONNIKOV-GALIZKYI AND PAUL AELLEN IN «FLORA OF USSR»

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.12.2003

Новые изыскания позволили выяснить участие — Н. П. Иконникова-Галицкого (1892—1942) и Paul Aellen (1896—1973) в написании «Флоры СССР».

Ключевые слова: история ботаники, «Флора СССР».

Был выяснен вклад в создание «Флоры СССР» двух ботаников: русского — Н. П. Иконникова-Галицкого (1892—1942) и швейцарского — Пауля Эллена (Paul Aellen) (1896—1973).

Николай Петрович Иконников-Галицкий (1892—1942) обработал в 9-м томе «Флоры СССР» сем. *Droseraceae* DC. (Росянковые) с родами *Aldrovanda* Monti и *Drosera* L. В этом томе в коллективе авторов, в сносках и в перечне авторов в разделе «Содержание» его фамилия отсутствует. В свое время мне была поручена обработка сем. *Droseraceae* в издании «Флора Восточной Европы», поэтому я вынужден был заняться поисками «пропавшего» автора. Во-первых, я обнаружил в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН многочисленные определения по этому семейству Н. П. Иконникова-Галицкого. Затем я обратился к «Словарю русских ботаников» С. Ю. Липшица (1950), где в статье, посвященной Н. П., на основании автобиографических данных Н. П. было указано, что он работал над сем. *Droseraceae* для «Флоры СССР».

В дальнейшем мои выводы об авторстве Н. П. Иконникова-Галицкого подтвердил Е. Г. Бобров, секретарь редакции «Флоры СССР». Оказывается, что во время последней корректуры 9-го тома «Флоры СССР» Н. П. был арестован за свое дворянское происхождение, и редакции пришлось снять его авторство в этом томе, а впоследствии об этом не вспомнили.

Поэтому я вполне обоснованно процитировал обработку за Н. П. Иконникова-Галицкого по сем. *Droseraceae* в 10-м томе «Флоры Восточной Европы» (2001). В честь Н. П. Иконникова-Галицкого были описаны два рода: *Ikonnikovia* Lincz. из сем. *Plumbaginaceae* (Линчевский, 1952) и *Galitzkya* V. Botzantzeva из сем. *Cruciferae* (Бочанцева, 1979).

Пауль Эллен (Paul Aellen) (1896—1973) участвовал в обработке рода *Chenopodium* L. совместно с М. М. Ильиным для 6-го тома «Флоры СССР» (1936). Но его фамилия была опущена из-за того, что иностранным ботаникам нельзя было в этот период участвовать во «Флоре СССР». Поэтому редакция нашла выход, поместив специальную вклейку в конце 7-го тома «Флоры СССР» (1936) под заглавием «Необходимые дополнения и исправления к VI тому»: «На стр. 41 вставить к р. *Chenopodium* L. в примечание: обработали М. М. Ильин и П. Эллен (Paul Aellen)». Из этого примечания следует, что П. Эллен (Paul Aellen) должен быть признан, так же как и другие, членом коллектива авторов многотомного издания «Флора СССР». Поэтому при цитировании обработки рода *Chenopodium* необходимо указывать двух авторов.

В честь Пауля Эллена был назван род *Aellenia* Ulbr. (Ulbrich, 1934). Таким образом, в библиографической справке об авторах «Флоры СССР» И. А. Линчевского (1966), содержащей сведения о 92 участниках, следует добавить еще двоих: Николая Петровича Иконникова-Галицкого и Пауля Эллена (Paul Aellen).

Благодарности

Автор признателен Г. Иконникову за помощь в техническом оформлении рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцева В. В. Род *Galitzkya* V. Boczantzeva // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 10. С. 1440—1442.

Иконников С. С. Семейство *Droseraceae* DC. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 302—305.

Ильин М. М., Эллен П. Род *Chenopodium* L. // Флора СССР. 1936. М.; Л. Т. 6. С. 41—73.

Линчевский И. А. Род *Ikonnikovia* Lincz. // Флора СССР. 1952. М.; Л. Т. 18. С. 754.

Линчевский И. А. «Флора СССР» (Библиографическая справка) // Новости систематики высших растений. М.; Л., 1966. С. 316—330.

Липшиц С. Ю. Иконников-Галицкий // Словарь русских ботаников. М., 1950. С. 443—444.

Ulbrich E. Aellenia Ulbr. / Engler u. Prantl, 2 aufl. 1934. Bd 16. P. 567—568.

SUMMARY

New studies allowed to confirm the authorship of a Russian botanist N. P. Ikonnikov-Galizkyi in the family *Droseraceae* DC. (Flora of USSR, vol. 10, 1939 : 302—305), and of a Swiss botanist Paul Aellen (together with M. M. Iljin) in the genus *Chenopodium* L. (Flora of USSR, vol. 6, 1936 : 41—73).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© И. А. Губанов

М. Г. НИКОЛАЕВА, И. А. ПАУТОВА. КРАТКИЙ СЛОВАРЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. СПб.: ООО «Росток», 2002. 78 с.

I. A. GUBANOV. *M. G. NIKOLAEVA, I. A. PAUTOVA.* THE BRIEF DICTIONARY OF RUSSIAN PLANT NAMES / ED. BY N. N. TSVELEV. ST. PETERSBURG, 2002. 78 P.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, биохимический ф-т
E-mail: balandin@herba.msu.ru
Поступила 09.12.2003

Ботанический сад Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН осуществил издание весьма полезного справочника, потребность в котором, по моим наблюдениям, ощущают многие научные и практические работники. Цель справочника — быстрое и точное выяснение русских названий растений и нахождение их научных (латинских) эквивалентов. Благодаря этой небольшой по объему работе отпадает необходимость копаться в многотомных сводках, чтобы выяснить, что же кроется под названием, например, сарсан, либо дусуда. Нелегко бывает вспомнить и латинские названия растений, русские имена которых в наши дни употребляются довольно редко, к примеру полба. Очень ценно, что авторы насытили справочник не только истинно русскими, но и заимствованными из других языков названиями (амбрет, гуако и т. п.), поиски значений которых особенно затруднительны.

В рецензируемом труде даны не только родовые и видовые научные названия таксонов, но и названы семейства, к которым они относятся, а также указаны жизненные формы растений, что, естественно, повышает научное значение книги (неплохо бы, правда, выделить древесные лианы под индексом, скажем, Ia, а луковичные и клубнелуковичные многолетники — IIIa). Нельзя не похвалить авторов и за приведение в нужных случаях синонимов латинских названий растений зарубежной флоры, которые фигурируют в современной литературе. Очень приятно, что все родовые и видовые латинские имена растений снабжены полными или привычно сокращенными фамилиями авторов этих названий. Участие в создании рецензируемого словаря такого авторитетного специалиста, как Н. Н. Цвелёв, гарантирует достоверность сообщаемой информации.

Думаю, нет нужды занимать журнальные страницы излишним восхвалением рецензируемой работы и уверен, что каждый, кто будет пользоваться ею, скажет доброе слово в адрес авторов и издателей. Меня побудило написать рецензию соображение, что тираж справочника невелик (1000 экз.), книга вскоре разойдется и понадобится переиздание, ибо она нужна не только ботаникам, но и работникам смежных специальностей, в частности занимающимся изучением и разведением декоративных, лекарственных, кормовых и других полезных растений, а также сотрудникам издательств, выпускающих биологическую, сельскохозяйственную, географическую литературу. Конечно, и стереотипное издание справочника будет не лишним, но мне представляется, что кое-что можно и нужно поправить или дополнить.

Отбор названий для справочников подобного рода — нелегкое дело: с одной стороны, нельзя перегружать книгу (это подчеркнуто в заглавии — «Краткий справочник»), а с другой — наряду с «ходовыми» желательно не упустить и менее распространенные, но все-таки употребляемые имена. Мне представляется, что было бы справедливым включить в справочник такие названия, как Агапант, Азалия, Айва обыкновенная, Алоизия, Альпийская фиалка (Цикламен), Аргирантема, Арония, Астра однолетняя (*Callistephus*), Африканские ноготки (Диморфотека), Водяная лилия (Кувшинка), Водяная чума (Элодея), Водяной гиацинт (Эйхорния), Водяной салат (Писция), Герань душистая (*Pelargonium*), Гиацинтовник (*Hyacinthoides*), Гиппеаструм, Глоксиния, Голубая маргаритка (Брахикома), Девица в зелени (Чернушка), Декабрист (*Schlumbergera*), Декоративный банан (*Ensete ventricosum*), Дикуша, Душистая герань (Пеларгония), Душистый гладиолус (*Acidanthera*), Змеиный огурец (*Trichosanthes*), Иберийка (*Iberis*), Кавказская незабудка (Бруннера), Калибрахоа (*Petunia* p. p.), Калифорнийский мак (Эшшольция), Камфорное дерево, Капская маргаритка (*Osteospermum*), Каринка (Ирга), Картофельное дерево, Квебрахо, Кедровый стланик, Комнатная липка (*Sparmannia*), Корейская мята (*Agastache*), Космея (*Cosmos*), Крапивка (*Coleus*), Кустарниковая вероника (*Hebe*), Ландышник (*Ophiopogon*), Лесной кактус, Листовая свекла (Мангольд), Мандрагора, Мексиканский апельсин (Шуазия), Ночная фиалка, Олений язык (*Phyllitis*), Пеларгония, Пепино (*Solanum muricatum*), Плоскорог (*Platycerium*), Порей (Лук-порей), Пуансеттия, Пупочник (*Omphalodes*), Розовый осот, Рукола (*Eruca*), Сакура, Сурфиния, Тритикале, Фиговое дерево, Функия (*Hosta*), Цуккини, Черноплодная рябина, Шнитт-лук. Многие из предлагаемых названий в книге имеются, но фигурируют как синонимы других, поэтому их трудно отыскать, а в словаре желательно приводить все названия в алфавитном порядке и пользоваться отсылками типа: «Водяная лилия. См. Кувшинка».

Не совсем последовательны авторы с родовыми названиями, составленными из двух слов. Такие словосочетания, как Акация песчаная, Горошек душистый, Жасмин садовый, Зараза водяная, Лилия водная, Мушмула японская, Огурец бешеный, Орех водяной, Пальма кокосовая, Перец водяной, Трава богородская, Трава почечуйная, Тыква бутылочная, Чай луговой, Чай почечный и т. п., с номенклатурной стороны не совсем корректны. В них на первом месте должно быть прилагательное — Песчаная акация и т. д. Приводить «Горошек душистый» в подобном словаре тоже нужно, но лучше в редакции вроде: «Горошек душистый. См. Душистый горошек».

В ряде случаев в рецензируемом справочнике эквивалентом русского родового названия почему-то поставлен только один из входящих в данный род видов, тогда как на самом деле приведенное название рода приложимо ко всем видам. Вот примеры таких неудачных, на мой взгляд, сопоставлений: Горлянка = *Lagenaria siceraria*, Девясил = *Inula helenium*, Слива = *Prunus domestica*, Соя = *Glycine max*, Тут = *Morus nigra*, Чайот = *Sechium edule*, Яснотка = *Lamium album*. В то же время Хлопушка — это не все виды *Silene*, как можно понять, пользуясь данной книгой, а лишь немногие виды (скорее, даже один). Та же ситуация с Ямсом, приравненным ко всем *Dioscorea*.

К сожалению, есть примеры, когда «объем» русского названия неправомерно сужен. Например, название Бамбук расшифровано в справочнике как *Bambusa*.

В действительности бамбуком зовут и многие другие роды, равно как под Бояркой понимают не только *Crataegus pontica*, как написано в рецензируемом труде, но и другие разводимые виды боярышника; под ежевикой — не только *Rubus caesius*; Спорышем называют не только *Polygonum aviculare*, но и группу похожих видов; Ерником — многие кустарниковые березы, не только *Betula nana*, Водяной орех — это все виды *Trapa*, а не один *T. natans*. Вербой в Средней России считается не *Salix daphnoides*, а *S. acutifolia*; Ракитой — не *Salix caprea* (Бредина), а *S. fragilis*; Куманикой — не *Rubus fruticosus*, а *R. nessensis*. Эквивалентом русского имени Ластовень является не столько номенклатурно неверное название *Antitoxicum*, а *Vincetoxicum*. Мальвой в России и Украине называют чаще не представителей рода *Malva* (Просвирник), а декоративные формы *Alcea*, в особенности *A. rosea*. К названию Морковь, кроме *Daucus carota*, нелишне добавить *D. sativus*, давно признаваемую самостоятельным видом. Бесстыдницей на Черноморском побережье Кавказа и в Крыму прозвали и *Eucalyptus globulus*, и земляничное дерево (*Arbutus*).

Курьезны 2 соседние строки на стр. 24: Дыня = *Cucumis melo*, Дыня чарджуйская = *Melo zard*, т. е. один и тот же род назван по-латыни неодинаково. Для *Zantedeschia* корректнее название — Комнатная калла, а не просто Калла (*Calla*). Римская ромашка — это *Chamaemelum nobile* (*Anthemis nobilis*), а не *Matricaria recutita*. Для Типчака наряду с *Festuca sulcata* надо бы дать название *F. valesiaca*.

В предисловии авторы пояснили свою позицию по поводу альтернативных названий семейств и объяснили почему выбрано такое, а не иное русское семейственное название (с. 6), но забыли о *Lamiaceae*, привели для него 2 русских эквивалента — Яснотковые, Губоцветные, и об *Arecaceae* — именуя его Арековые, Пальмы. Для некоторых других семейств в книге без нужды даны 2 названия: Анакардиевые, Сумаховые; Бомбаксовые, Баобабовые; Орхидные, Ятрышниковые; Плюмбагиевые, Свинчатковые; Каперсовые, Каперцовые; Кувшинковые, Нимфейные; Пассифлоровые, Страстоцветные. Поскольку эти двойные названия не помещаются в одну строку, а употреблены они многократно, налицо неоправданный расход печатной площади. Не обошлось и без курьезов: на с. 20 *Statice* отнесен к сем. *Plumbaginaceae*, а на с. 35 тот же род под синонимичным названием *Limonium* — к *Limoniaceae*.

Думаю, что в справочниках подобного типа обязательно употребление буквы ё. Без нее такие названия, как Дёрен, Жёстер, Паслён, Смолёвка и др. нередко прочитываются неверно. Более того — издание сильно выиграло бы, если в малоизвестных названиях (а в идеале вообще во всех) было бы проставлено ударение. Украсило бы справочник написание латинских названий курсивом, как это давно принято.

Обилие предложений по повышению качества справочника продиктовано отнюдь не желанием хоть в малой степени опорочить издание. Справочник нужный, полезный, добротно выполненный, но, как известно, совершенствованию нет предела.

ХРОНИКА

УДК 061.3(100)

© М. Г. Пименов, Т. А. Остроумова, Е. В. Клюйков

СИМПОЗИУМ «APIALES-2003» В ПРЕТОРИИ И ДВЕ БОТАНИЧЕСКИЕ ЭКСКУРСИИ ПО ЮЖНОЙ АФРИКЕ

M. G. PIMENOV, T. A. OSTROUMOVA, E. V. KLJUYKOV. THE SYMPOSIUM «APIALES-2003» IN PRETORIA AND TWO BOTANICAL EXCURSIONS ABOUT SOUTH AFRICA

Ботанический сад Московского государственного университета
119899 Москва, Воробьевы горы, МГУ
Тел. (095) 9393479
E-mail: pimenov@botgard.bio.msu.ru
Поступила 9.01.2004

Международный симпозиум по *Apiales* (*Umbelliferae* + *Araliaceae*) состоялся в Университете Претории (University of Pretoria, Южно-Африканская Республика) 6—7 января 2003 г., но вместе с экскурсиями до и после него вся «поездка к антиподам» заняла более двух недель. Симпозиум считался четвертым в ряду подобных встреч специалистов по зонтичным (и аралиевым), проведенных ранее (I — в Рединге, Великобритания в 1970 г., II — в Перпиньяне, Франция в 1977 г., III — во время XVI Международного Ботанического конгресса в Сент-Луисе, США в 1999 г.); на самом деле еще один симпозиум по зонтичным состоялся в 1975 г. в рамках XII МБК в Ленинграде, так что встреча в Претории должна считаться пятой. Провести новую конференцию по *Apiales* в Южной Африке было решено во время последнего Международного Ботанического конгресса. При этом учитывалась не только большая научная активность местных исследователей в изучении зонтичных и аралиевых в последние годы, но и особый интерес к своеобразным местным видам этих семейств, например к древовидным и кустарниковым *Umbelliferae* Южной Африки, которые нередко рассматриваются как близкие к анцестральным типам в семействе. Справедливо предполагалось также, что богатая и оригинальная флора ЮАР (общее число видов — более 23000) будет весьма привлекательна для ботаников Северного полушария. Флора Капского флористического царства, по новейшим данным (Goldblatt et Manning, 2000; Linder, 2003) насчитывает 9000 видов при очень высоком уровне эндемизма (68.8 %). К сожалению, удаленность и связанные с ней финансовые проблемы не позволили многим специалистам, особенно из развивающихся стран, первоначально заявившим свое участие, прибыть в Преторию. В результате на Симпозиуме были представлены ботаники и молекулярные биологи (рис. 1) из 8 стран (Великобритания, Германия, Китай, Россия, США, Франция, Южная Корея, ЮАР). Было сделано 25 устных докладов (дополнительно были представлены постеры некоторых коллег, которые не смогли прибыть), более или менее отразивших весь спектр современных исследований *Apiales* — от анатомии до молекулярной филогенетики. По сравнению с предыдущими конференциями, особенно ранними, существенно возросла доля молекулярно-филогенетических сообщений и соответственно снизилась доля докладов, в которых авторы использовали традиционные анатомо-морфологические методы.

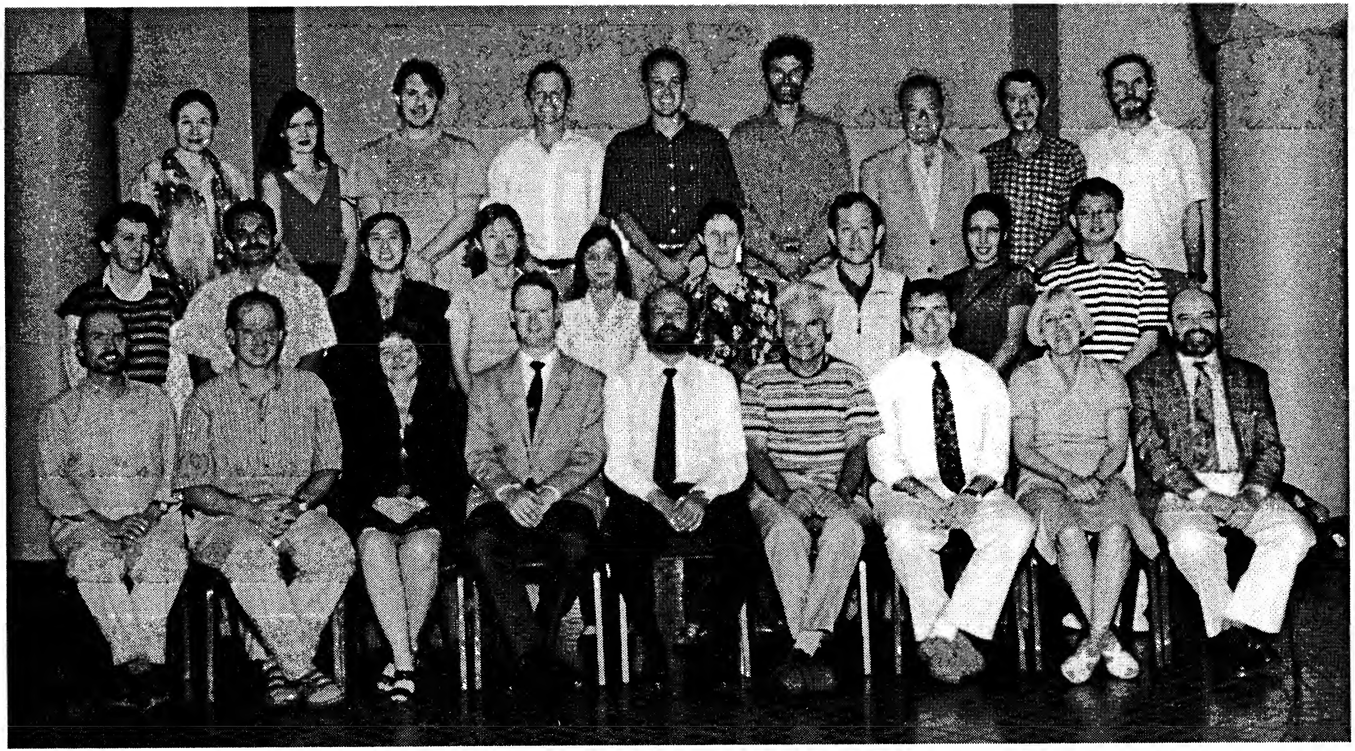


Рис. 1. Участники симпозиума APIALES-2003.

В переднем ряду слева направо: M. Schlessmann, S. Downie, C. Erbar, M. Watson, B. van Wyk, M. Pimenov, G. Plunkett, P. Tilney, J. Reduron; **в среднем ряду:** M. Colombo, J. Isaza Martinez, Q. Liu, M. Liu, W. Wu, F. Reduron, Hong-Keun Choi, P. Gurlal, B. Yoon Lee; **в дальнем ряду:** T. Ostroumova, N. Vessio, C. Zanardini, P. Winter, B. de Villiers, P. Lowry, P. Leins, J. P. van der Linde, E. Kljuykov.

Тем не менее именно с докладов последнего типа целесообразно начать анализ материалов Симпозиума. Немецкие исследователи К. Эрбар (Claudia Erbar) и П. Лайнц (Peter Leinz) из Хайдельбергского университета представили результаты кропотливых исследований развития цветка у представителей *Apiales* в сравнении с близкими («euasterids II» по новейшей классификации APG) и не близкими (*Brassicaceae*) таксонами. Как показала К. Эрбар, развитие венчика у представителей *Apiales* сходно с таковым у *Asterales* и *Dipsacales*, и в то же время *Hydrocotyle* в этом отношении более сходен с *Araliaceae*, чем с *Apiaceae*. Последовательность заложения частей цветка у зонтичных оказалась довольно изменчивой, причем *Hydrocotyle* ближе к *Araliaceae* (у которых ориентация цветков изменчива и иногда сходна с *Campanulales*), чем к другим зонтичным (П. Лайнц).

Американский ботаник М. Шлессман (Mark A. Schlessmann, Нью-Йорк, в соавторстве с F. R. Barrie) провел широкие исследования биологии цветения североамериканских зонтичных и выявил у них андромоноэцию, меж- и внутрицветковую дихогамию, а также изменчивость экспрессии пола в пределах индивидуальных растений. Изученные виды делятся на протандрические и протогинные, причем протандрия рассматривается как анцестральное состояние, но нет оснований считать протогинные таксоны монофилетической группой.

Несколько докладов было посвящено карпологической тематике, так как строение плода традиционно считается таксономически важным в семействе зонтичных. К этой группе докладов относились следующие сообщения: Т. А. Остроумовой (МГУ), которая систематизировала таксономически значимые признаки плода зонтичных, а также охарактеризовала признаки анатомии листа, имеющие таксономическое и диагностическое значение; М. Лю (Mei Liu) с соавторами (из Rand Afrikaans University, Иоганнесбург, ЮАР), которые сосредоточили свое внимание на карпологии зонтичных, занимающих базальное положение на молекулярных кладограммах семейства и подсемейства *Apioideae* (среди них много таксонов Южной Африки) и Ч. С. Лю (Qi-Xin Liu) с соавторами (Институт Ботаники, Нанжин, КНР), которые провели сравнительное анатомическое изучение плодов китайских представителей, относящихся к подсемействам *Hydrocotyloideae* и *Saniculoideae*. Во всех докладах этой группы подчеркивалось значение структурных признаков плода в систематике семейства и делались сопоставления с молекулярной филогенией.

Доклады следующей группы можно назвать «региональными» или «флористическими» в том смысле, что все они были посвящены результатам ревизии зонтичных флоры определенной территории — от континента до отдельной страны. Хотя только доклад Ж.-П. Редюрона (J.-P. Reduron, Франция) имел точное название «Плюридисциплинарная монография *Umbelliferae* Франции» (около 200 видов), все остальные были также попыткой синтеза разнообразной таксономической информации о видах семейства, распространенных на ограниченной территории. М. Г. Пименов и М. В. Леонов (МГУ) сообщили о результатах текущей критической ревизии зонтичных Азии (464 рода и 2093 вида), сведения о которых хранятся в специальной компьютерной базе данных ASIUM. В хорошо иллюстрированном сообщении организаторы Симпозиума Б.-Э. Ван Вик (Ben-Erik van Wyk) и П. М. Тильни (Patricia M. Tilney) из Университета Иоганнесбурга суммировали данные о зонтичных Африки (южнее Сахары известно 69 родов, из которых 38 эндемичны) и Мадагаскара (16 родов, из них 6 эндемичны), что послужило хорошей прелюдией к последовавшей позже экскурсии в Капскую Землю. Дополнением к этому докладу были сообщения местных ботаников о ревизии африканских родов *Hermas* (B. J. de Villiers et al.) и *Annesorhiza* и *Chamarea* (N. Vessio et al.). Е. В. Клюйков (МГУ) продемонстрировал результаты изучения зонтичных Киргизии (62 рода, 193 вида) как части ревизии семейства в Средней Азии и на всем континенте. Достаточно детально изученные киргизские таксоны представляют собой хороший базис для сравнения с родственными родами и видами соседних территорий. Несколько особняком в этой группе докладов оказалось интересное сообщение М. Уотсона (Mark F. Watson, Эдинбург, Великобритания) о зонтичных Мьянмы (Бирмы). Дело в том, что территория этой страны до сих пор недоступна для современных полевых исследований, а сведения о флоре фрагментарны. Автор обнаружил в британских гербариях ряд видов, не указанных для бирманской флоры, собранных еще в период, когда страна входила в «Британскую Индию».

Доклады в области молекулярной филогении оказались, как это часто бывает на современных конференциях по систематике, в центре внимания. Таксономический спектр этих докладов был широк — от всего порядка в сравнении с родственными порядками (Plunkett et al.) и целого семейства *Araliaceae* (Lowry et Plunkett) до отдельной трибы *Oenantheae* (Downie, Spalik et al.), некоторых родов — *Daucus* (Lee et al.; Dumet et al.), эндемичных родов Скалистых гор (Downie, Sun et Hartman), критических родов сино-гималайской флоры (Вальехо-Роман и др.) и, наконец, популяций (*Panax ginseng*; Choi et Changkyun). Г. М. Планкетт (Gregory M. Plunkett, Ричмонд, Вирджиния, США) в работе, выполненной совместно с G. T. Chandler и S. Pinney, показал, что порядок *Apiales* s. str. (*Apiaceae* + *Araliaceae*) должен быть расширен за счет включения еще 6 семейств (*Pittosporaceae* и монотипные *Aralidiaceae*, *Torricelliaceae* и др.), что частично находит подтверждение в распределении некоторых морфологических признаков. П. П. Лоури (Porter P. Lowry, Сент-Луис, Миссури, США) в сотрудничестве с J. Wen и G. M. Plunkett этим же методом исследовал отношения родов *Araliaceae* и предложил их новую группировку. Выделенные кладистические группы не трактуются как таксоны и им не присваиваются названия в соответствии с правилами номенклатуры. Другие авторы, однако, придерживаются иной точки зрения. В этом отношении характерна работа С. Р. Доуни (Stephen R. Downie, Урбана, Иллинойс, США) с соавторами по трибе зонтичных *Oenantheae.* Объем этой традиционной трибы был существенно изменен на основании данных секвенирования, фактически триба была приравнена к кладе, включающей род *Oenanthe.* Морфологическая характеристика трибы в новом понимании изменилась, она стала очень скудной, но в то же время оказалось, что новая группировка экологически однородна, включает преимущественно гидрофильные виды. Не пытаясь ревизовать систему семейства на основании только молекулярных данных (что не представляется в настоящее время оправданным), К. М. Вальехо-Роман с соавторами (МГУ) использовали новые данные секвенирования ITS для тестирования гипотез о таксономических связях в критической группе таксонов зонтичных сино-гималайской флоры и в некоторых случаях смогли предложить новые таксономические решения, которые частично получили подтверждение в рамках морфологического анализа. Однако во всех этих работах расхождение морфологических и молекулярных группировок одних и тех же таксонов представляет существенную проблему. Эта же проблема является одной из главных в систематике других групп растений.

Среди постеров отметим два сообщения сотрудников Ботанического института РАН: В. С. Шнеер, которая подвела итоги многолетним сравнительным исследованиям запасных белков семян зонтичных и получила результаты, часто хорошо коррелирующие с данными секвенирования фрагментов ДНК; и А. А. Оскольского, продемонстрировавшего значение изучения анатомии древесины для филогенетических исследований аралиевых и зонтичных.

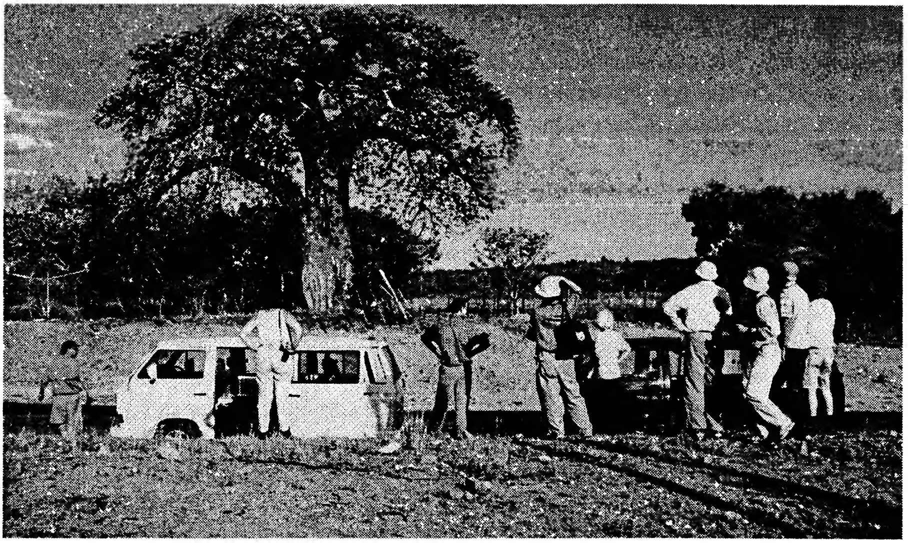


Рис. 2. Баобаб — провинция Мпумаланга (Восточный Трансвааль).

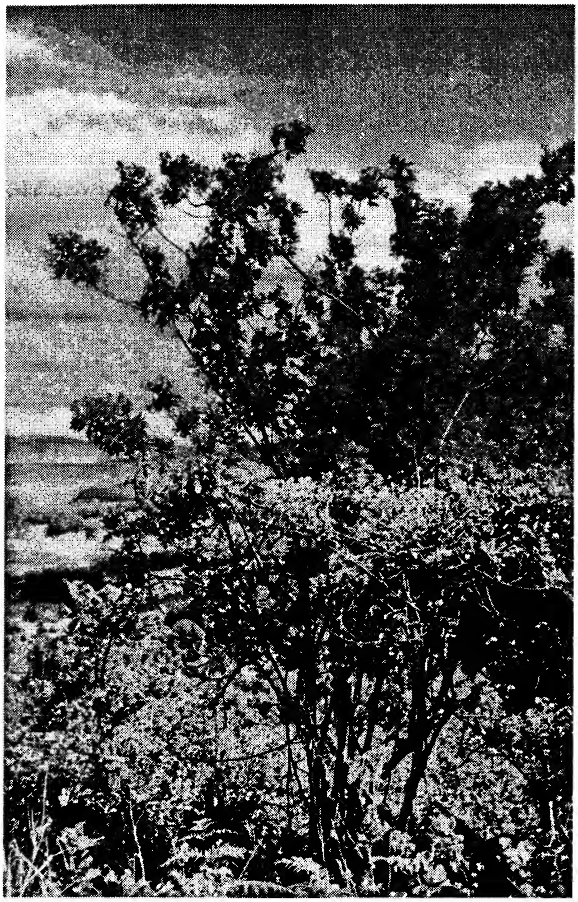


Рис. 3. *Heteromorpha arborescens* — провинция Мпумаланга.

Две ботанические экскурсии (первая — перед Симпозиумом в северные провинции ЮАР, Мпумалангу и Лимпопо — Mpumalanga, Limpopo; вторая — после Симпозиума в Западную Капскую провинцию — Western Cape) представляли собой не менее интересную часть Симпозиума, чем научные заседания. Организаторы Симпозиума приложили большие усилия, чтобы создать гостям благоприятные условия для знакомства с местными зонтичными и аралиевыми в условиях их естественного произрастания и продемонстрировать наиболее примечательные виды флоры в целом. Это было совсем непросто: многие зонтичные и аралиевые в этом регионе распространены очень локально. Кроме того, сельская Южная Африка представляет собой в основном пастбища, тщательно огороженные колючей проволокой. Поэтому условия полевой работы были для нас очень непривычны. Частично эта проблема решалась посещением ботанических садов (всего их в ЮАР восемь, объединенных в единую сеть), в каждом из которых есть резерваты природной растительности.

Первая экскурсия (3 дня) проходила в пределах бывшей провинции (еще раньше независимого бурского государства) Трансвааль, где преобладает саванна. Здесь мы видели баобаб (*Adansonia*; рис. 2) с крупными цветками, разные виды зонтиковидных акаций, древовидные алое и молочаи. В районе Nelspruit Magoebaskloof в природе и в ботаническом саду Lowveld у нас была возможность видеть разные виды *Cussonia*, *Schefflera* и *Polyscias* (*Araliaceae*), древовидные зонтичные *Heteromorpha arborescens* (рис. 3) и *Steganotaenia araliacea*. На склонах гор Wolkberg близ Haenertsburg (почти у самого южного тропика) на травянистых склонах и вдоль ручьев наблюдалось большее разнообразие зонтичных — *Alepidea*, *Peucedanum*, один из эндемичных видов *Conium*, *Annesorhiza*, другой вид *Heteromorpha*, *Sium repandum*, *Berula thunbergii*, единственный южноафриканский вид *Bupleurum*. На обратном пути в Преторию нам показали местный вид *Deverra* рода, *Umbelliferae* с дизъюнктивным ареалом в аридных районах Средиземноморья и Южной Африки.

Вторая экскурсия в W. Cape была более продолжительной (6 дней). Во время двухчасового перелета из Иоганнесбурга в Кейптаун можно было наблюдать аридную растительность центральной части ЮАР (бассейна р. Оранжевой) и ее постепенный переход в области Кару (Карру) к растительности Капской провинции, первое знакомство с которой происходило у участников Симпозиума в ботаническом саду Harold Porter National Botanical Garden у залива Betty's Bay восточнее Кейптауна. Все склоны невысоких гор покрыты здесь типичным кустарниковым жестколистным финбошем, по долинам ручьев с примесью невысоких деревьев. Трудно было решить — сосредоточиться ли на объектах узкого интереса, а среди них были кустарниковые *Peucedanum* и *Hermas villosa* из *Hydrocotyloideae* с цельными беловойлочными снизу листьями, или восхищаться такими диковинами местной флоры, как великолепная *Protea cynaroides* (рис. 4), древовидные алое (рис. 5), разнообразные виды эндемичного семейства *Restionaceae* или кустарниковая *Aristea* из ирисовых. Та же дилемма на берегу океана (то ли Индийского, то ли Атлантического) в местечке Stony Point — собирать ли эндемичный *Dasispermum suffruticosum*, наблюдать ли за забавными мелкими африканскими пингвинами. Следующие два дня были посвящены более детальному знакомству с флорой и растительностью окрестностей Кейптауна (Столовая гора, ботанический сад Kirstenbosch, Капский полуостров). Столовая гора многократно описывалась в ботанической литературе (см., например, J. Hutchinson. A botanist in Southern Africa, 1946), так как именно здесь европейские ботаники обычно знакомились с капской флорой. Сейчас это место массового туризма, но, несмотря на обилие публики, растительность хорошо сохранилась на плоской вершине и тем более на крутых склонах и, в общем, соот-

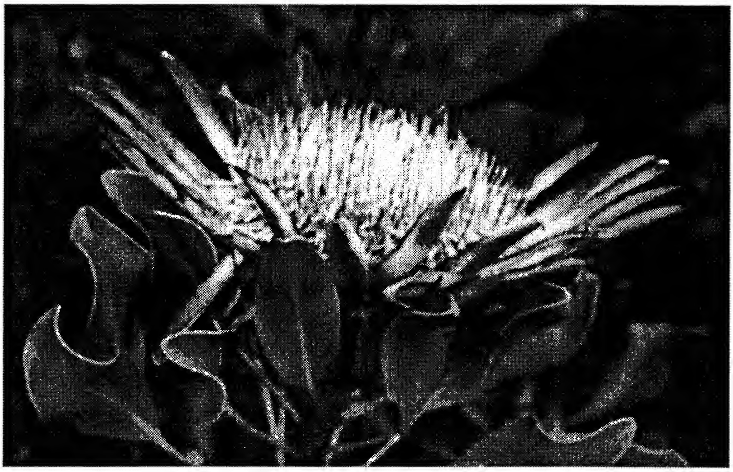


Рис. 4. *Protea cynaroides* — Harold Porter National Botanical Garden, Западная Капская провинция.

Рис. 5. Ben-Erik van Wyk и *Aloe plicatula* — Harold Porter National Botanical Garden.

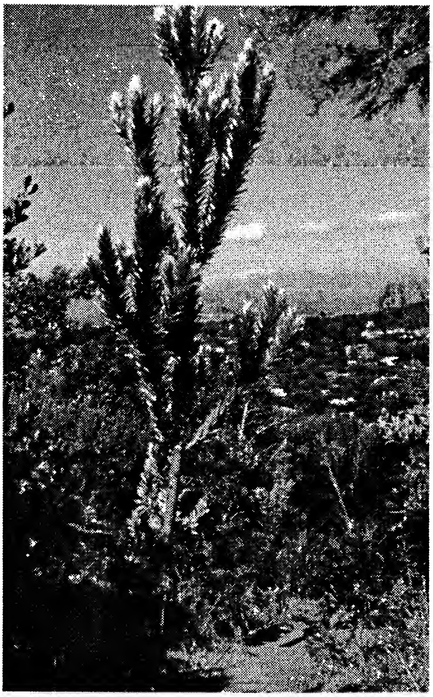


Рис. 6. *Leucadendron argenteum* — Kirstenbosch National Botanical Garden.

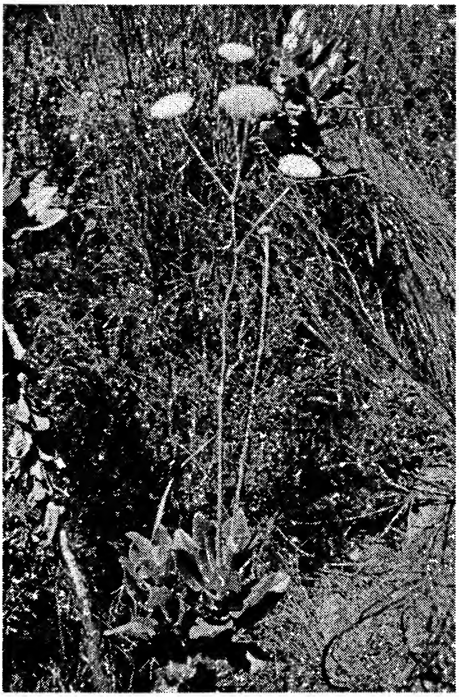


Рис. 7. *Hermas villosa* — Kirstenbosch National Botanical Garden, Западная Капская провинция.

ветствует описаниям Хатчинсона. На Столовой горе встречается несколько видов *Erica*, обычно очень декоративных. Здесь мы наблюдали ряд видов *Centella*, частично травянистых, частично полукустарниковых, два вида *Hermas*, еще один кустарниковый *Peucedanum* (*P. galbanum*). Северные и северо-восточные склоны горы (Skeleton Gorge и др.) находятся на территории Кирстенбошского ботанического сада, пожалуй, лучшего в Южной Африке, имеющего богатую коллекцию местных видов и ведущего активный обмен семенами и растениями (на коммерческой основе). Здесь можно было наблюдать рощицу «серебряного дерева» (*Leucadendron argenteum*, сем. *Proteaceae*; рис. 6) и сходный с можжевельником *Widdringtonia nodiflora*; здесь были встречены некоторые своеобразные зонтичные — кустарниковый *Anginon difforme*, без соцветий, с первого взгляда напоминающий эфедру, много *Hermas villosa* (рис. 7), *Lichtensteinia procera*, *Glia* и много интересных видов других семейств, которые не так-то легко обнаружить в природе. Экскурсия в районе мыса Доброй Надежды, где расположен Cape Point Nature Reserve и все склоны покрыты все тем же бесконечным финбошем со следами частых пожаров, которые, кажется, идут только на пользу этой растительности, имела в основном эмоционально познавательный характер («встреча двух океанов» и др.). Однако во время ее были найдены редкие *Annesorhiza macrocarpa* с мясистыми утолщенными веретеновидными мочковатыми корнями (рис. 8) и *Itasina filifolia.* После этого, казалось, трудно было ожидать чего-либо еще более удивительного. Последняя экскурсия в горы Cederberg (от здешнего «кедра» — *Widdringtonia cedarbergensis*, который увидеть уже очень сложно) северо-западнее Кейптауна показала, что это не так. Из встреченных здесь зонтичных особое впечатление произвел *Polemanniopsis marlothii* (рис. 9), крупный корявый ксерофильный кустарник, ветви которого в ян-

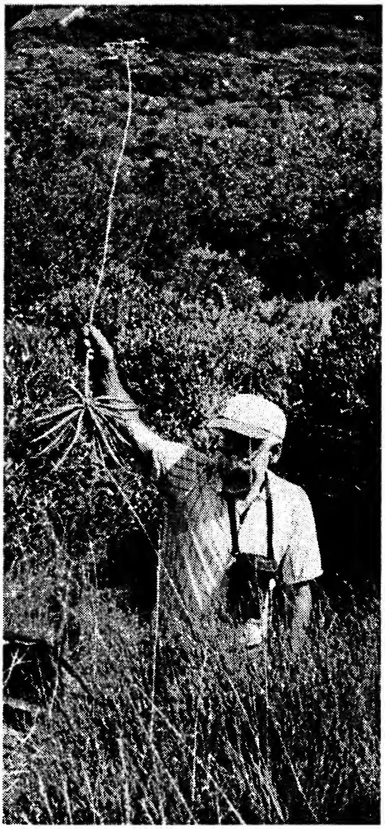


Рис. 8. М. Г. Пименов и *Annesorhiza macrocarpa*, Cape Point Nature Reserve, Западная Капская провинция.

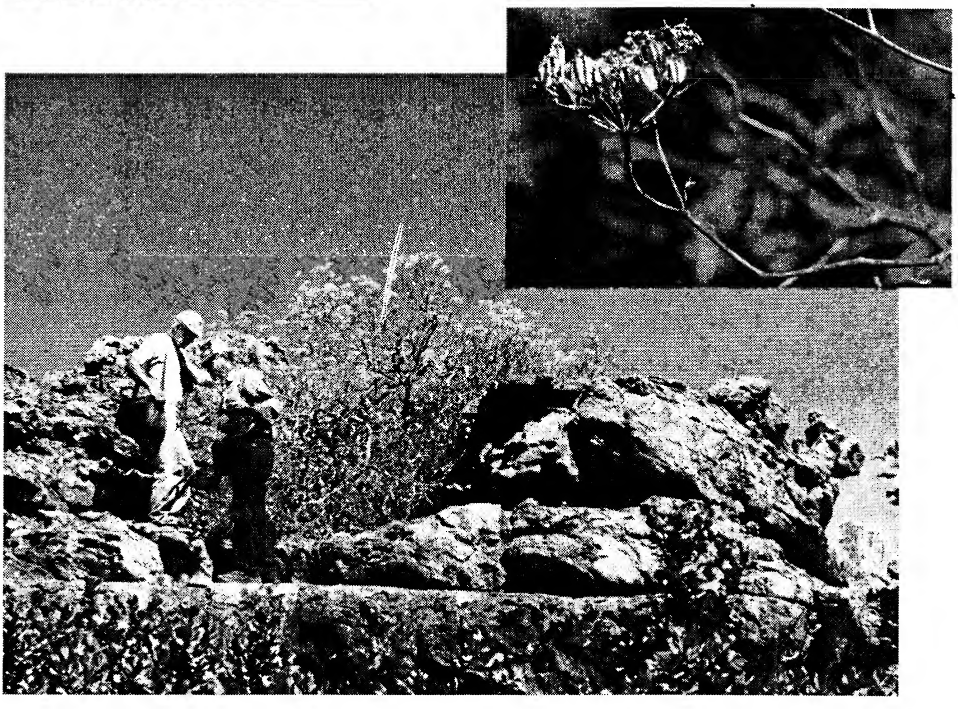


Рис. 9. *Polemanniopsis marlothii* в горах Cederberg, Западная Капская провинция.

варе (в разгар лета!) были лишены листьев, но зато покрыты многочисленными довольно крупными зонтиками. На обратном пути в Кейптаун мы посетили Karoo Botanical Garden близ г. Worcester, представляющий собой заповедник ксерофильной растительности области Кару с многочисленными дикорастущими низкими деревьями и кустарниками с непривычно толстыми сбежистыми стволами и ветвями, среди них несколько видов *Pelargonium*. Приятным завершением экскурсии и всего Симпозиума было посещение Nederburg Wine Estate, где сохраняются традиции французского виноделия, завезенные сюда еще гугенотами, бежавшими в Южную Африку от религиозных преследований на родине.

Собранные во время экскурсий и посещений местных гербариев и ботанических садов материалы находятся в Московском университете (МГУ).

Часть сообщений, представленных на симпозиуме, будет опубликована в «South African Journal of Bonaty».

Следующий Симпозиум по данной тематике намечено провести в Вене в 2005 г.

Благодарности

Авторы данной информации рады выразить свою благодарность организаторам Симпозиума Бен-Эрику ван Вику и Патриции Тильни, а также Rand University of Johannesburg.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Goldblatt P., Manning J. Cape plants. A conspectus of the Cape flora of South Africa // National Botanical Institute, Pretoria. 2000.

Linder H. P. The radiation of the Cape flora, southern Africa // Bot. Rev. 2003. Vol. 78. P. 597—638.

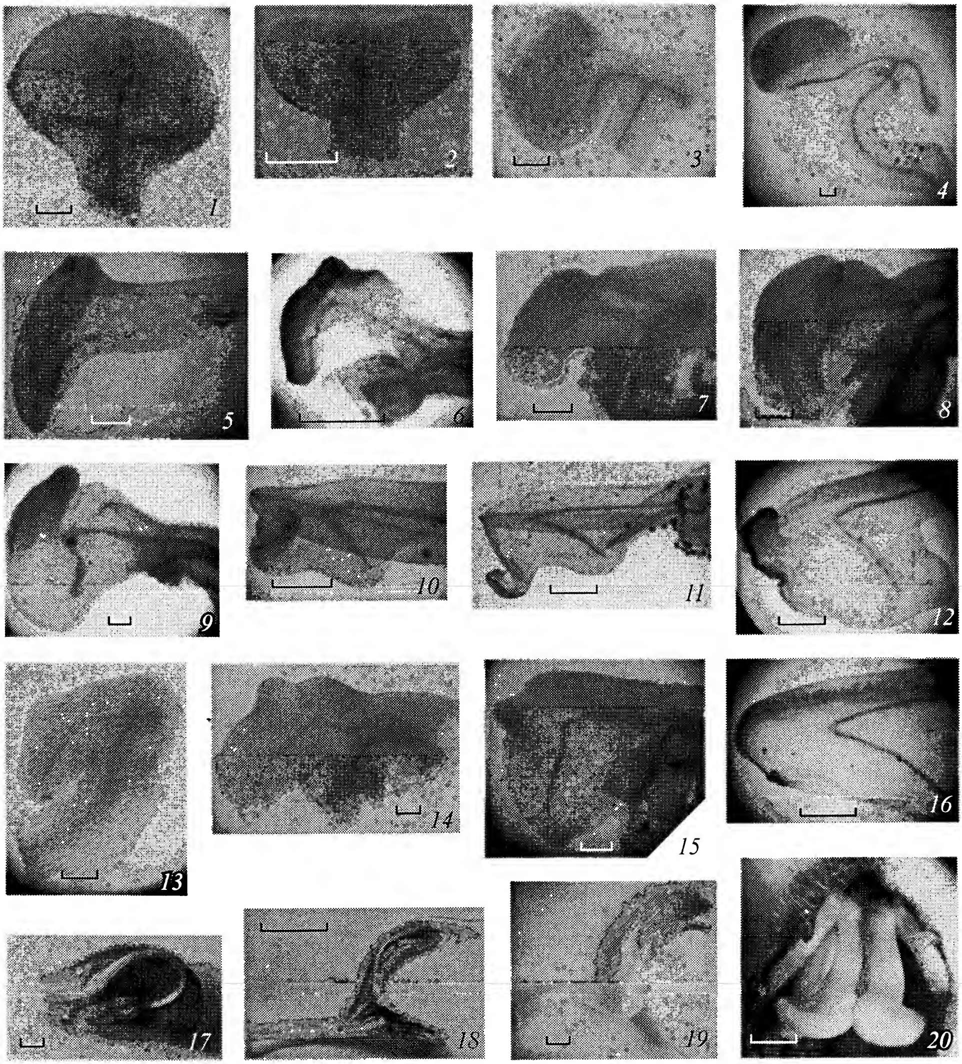


Таблица I. Морфология тычинок представителей подродов *Salvia*, *Leonia* и *Sclarea*.

1, *2* — общий вид задней тычинки (стаминодия) *Salvia glutinosa* (*1*) и *S. pratensis* (*2*); *3—16* — фрагмент передней тычинки на различных этапах ее морфогенеза (задняя половинка пыльника удалена); *S. stenophylla* (*3*, *4*), *S. przewalskii* (*5*), *S. glutinosa* (*6*), *S. pratensis* (*7*, *8*), *S. verbenaca* (*9*), *S. jurisicii* (*10*), *S. nutans* (*11*), *S. canariensis* (*12*), *S. viridis* (*13—16*); *17* — продольный разрез бутона *S. pratensis*; *18*, *19* — продольный разрез цветка *S. glutinosa* (*18*) и *S. viridis* (*19*); *20* — поперечный разрез цветка *S. przewalskii* в плоскости тычиночных нитей. Масштабная линейка: *1—4*, *7—9*, *13—15* — 0.1 мм; *5*, *6*. *10—12*, *16* — 0.5 мм; *17*, *19*. *20* — 1 мм; *18* — 10 мм.

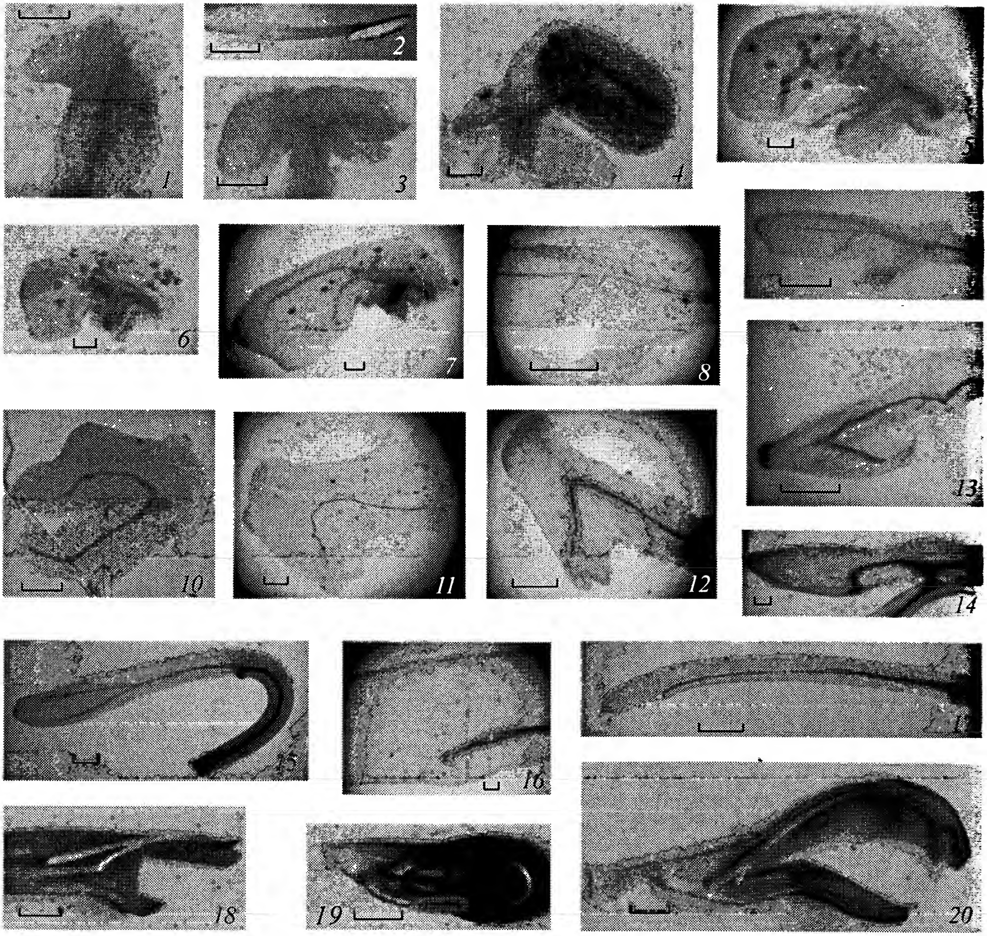


Таблица II. Морфология тычинок представителей подродов *Covola* и *Calosphace*.

1—17 — передняя тычинка (или ее фрагмент) на различных этапах морфогенеза (задняя половинка пыльника удалена на всех препаратах, кроме *2* и *4*): *Salvia verticillata* (*1*, *2*), *S. tiliaefolia* (*3*, *4*), *S. reflexa* (*5*), *S. hispanica* (*6—9*). *S. arizonica* (*10—13*), *S. patens* (*14*), *S. splendens* (*15*), *S. coccinea* (*16*, *17*); *18*, *20* — продольный разрез цветка *S. splendens* (*18*) и *S. patens* (*20*); *19* — продольный разрез бутона *S. patens*. Масштабная линейка: *1*, *3—7*, *10*, *16* — 0.1 мм; *8*, *12* — 0.5 мм; *2*, *9*, *13—15*, *17* — 1 мм; *18—20* — 5 мм.

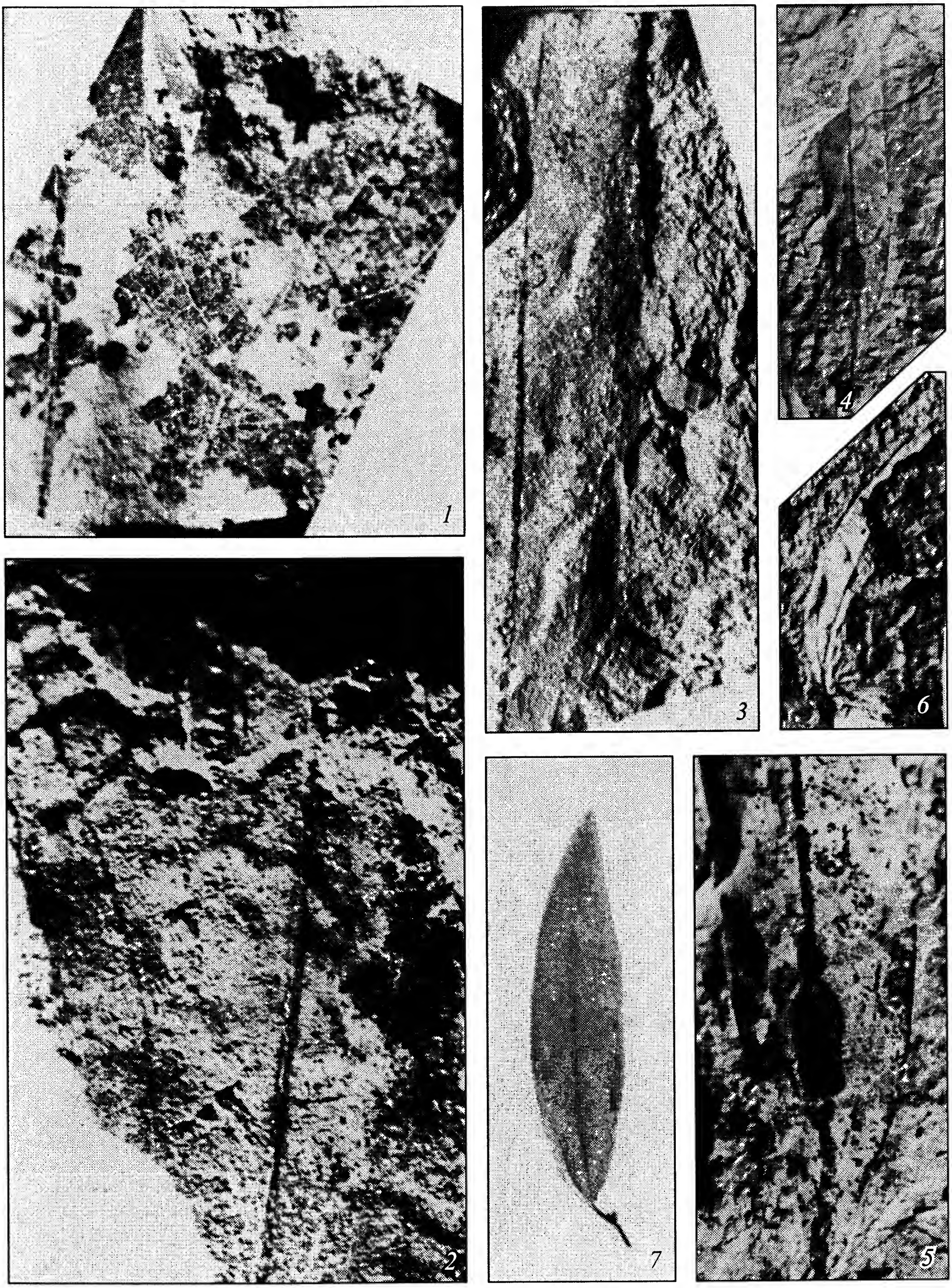


Таблица I. *Lindera vassilenkoi* var. *minima* и *L. fragrans.*

1—6 — *Lindera vassilenkoi* var. *minima*, кол. 985 (БИН): *1* — отпечаток 23, ×3; *2* — отпечаток 20А, ×4; *3* — отпечаток 27, ×4; *4* — отпечаток 20а; *5* — то же, ×3; *6* — отпечаток 19; *7* — *L. fragrans*, Центральный Китай, Nan-T'O and mountains to northward, A. Henry, 1888.

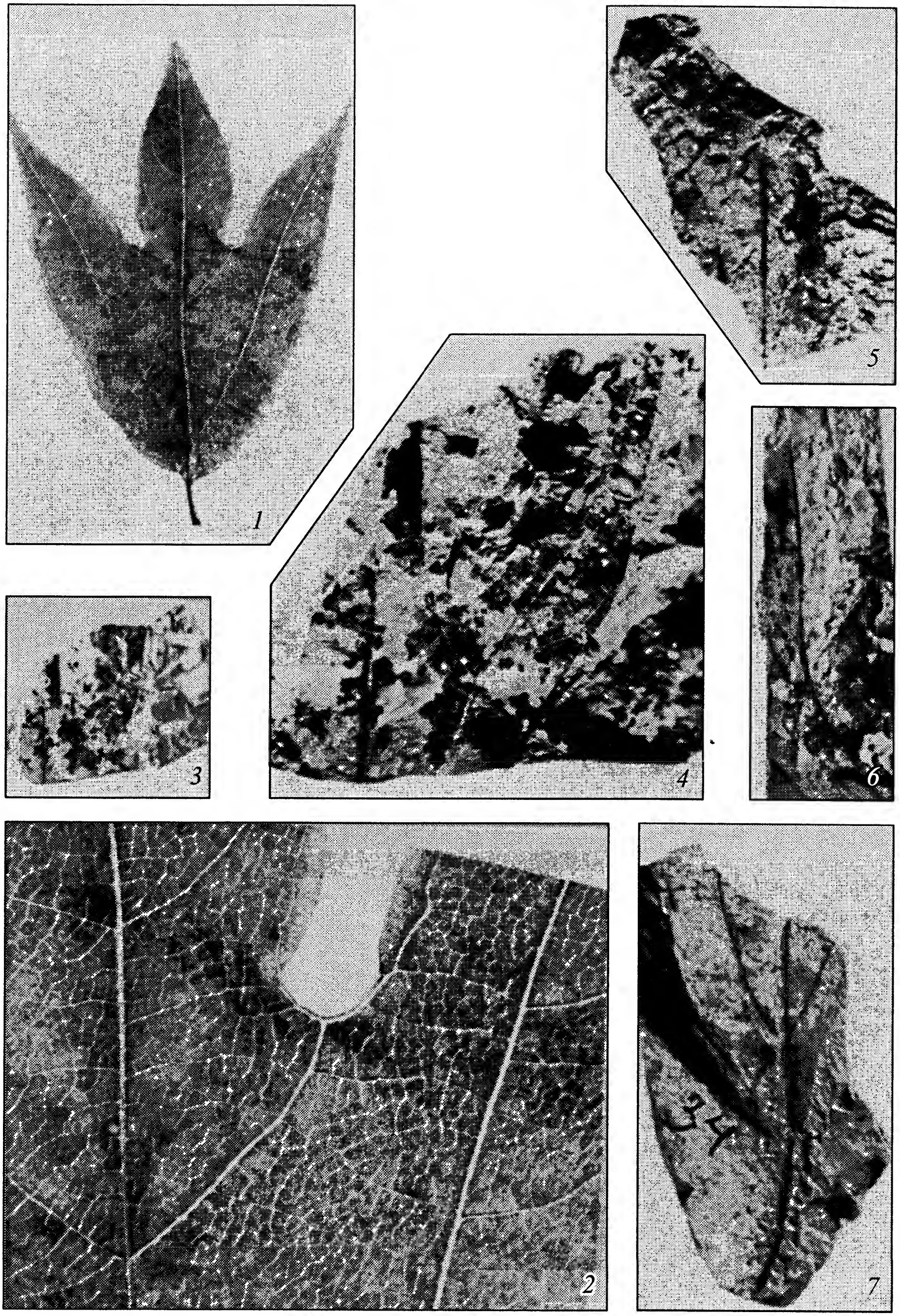


Таблица II. *Lindera triloba* и *L. vassilenkoi* var. *minima.*

1, 2 — *Lindera triloba*, Япония, Jninano: Pass Wadatoge, 1968: *1* — натур. величина; *2* — то же, ×4; *3—7* — *L. vassilenkoi* var. *minima*, кол. 985 (БИН): *3* — отпечаток 20A; *4* — то же, ×3 (голотип); *5* — отпечаток 27; *6* — отпечаток 23; *7* — отпечаток 25.

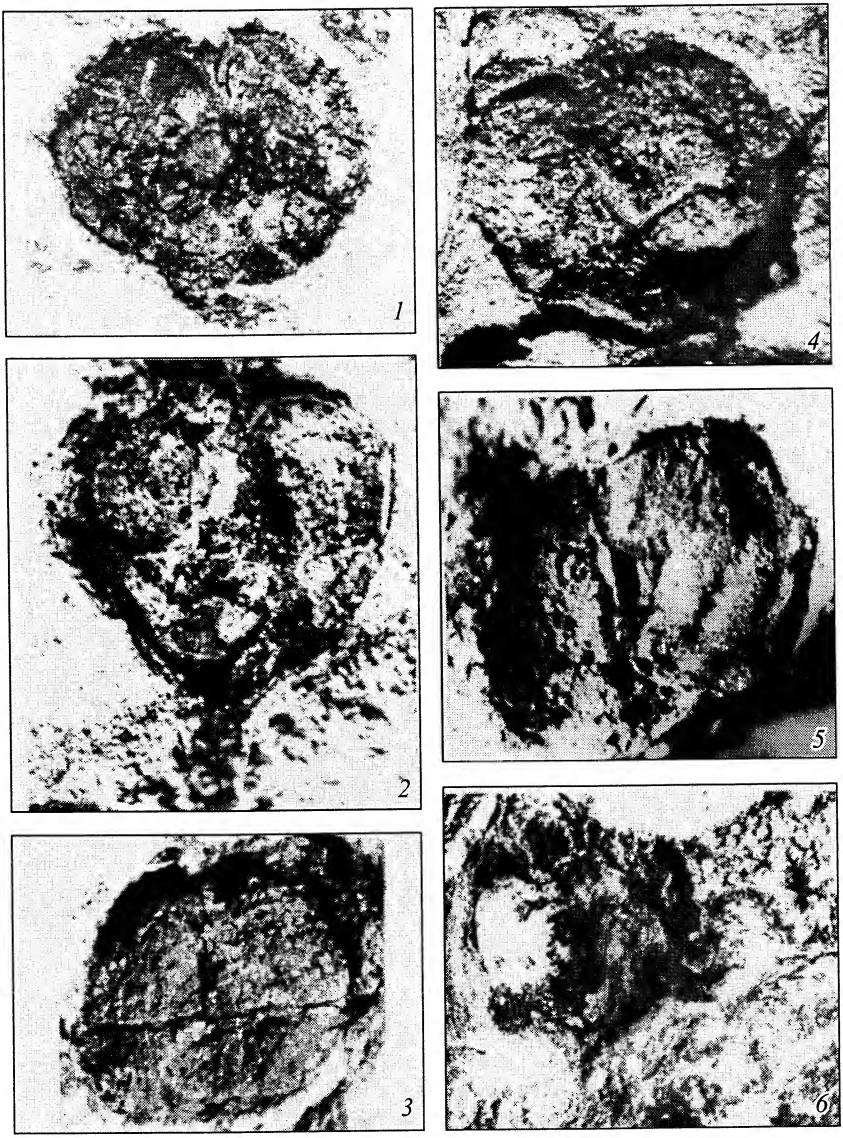


Таблица I. *1—6* — ***Paramyrtacicarpus plurilocularis*** gen. et sp. nov., кол. БИН 959.

1 — голотип, обр. 251. Отпечаток плода, ×10; *2—4*, *6* — изотипы, обр. 252, 253, 255. Отпечатки плодов с гнездами, содержащими многочисленные семязачатки, ×10; *5* — изотип, обр. 254. Отпечаток плода с гнездом, включающим единичное семя, ×10.

К с. 1010

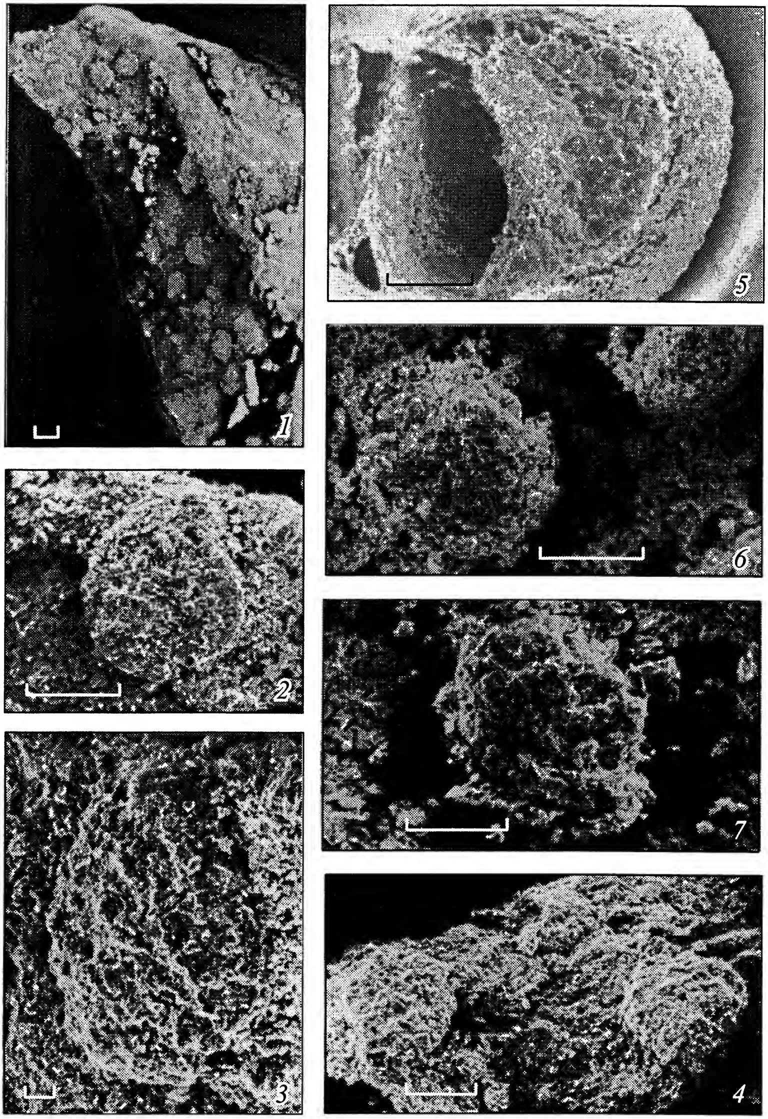


Таблица II. *1—7* — фрагменты ископаемого *Paramyrtacicarpus plurilocularis* (*1—4*, *6*, *7*) и современного *Campomanesia pubescens* (*5*) многогнездных плодов с семязачатками.

1 — гнездо ископаемого плода, содержащее семязачатки; *5* — фрагмент современного многогнездного плода с гнездом, содержащим многочисленные семязачатки; *2—4*, *6*, *7* — семязачатки ископаемого плода. Масштабная линейка: *1*, *2*, *4*, *6*, *7* — 100 мкм; *5* — 1000 мкм; *3* — 10 мкм.

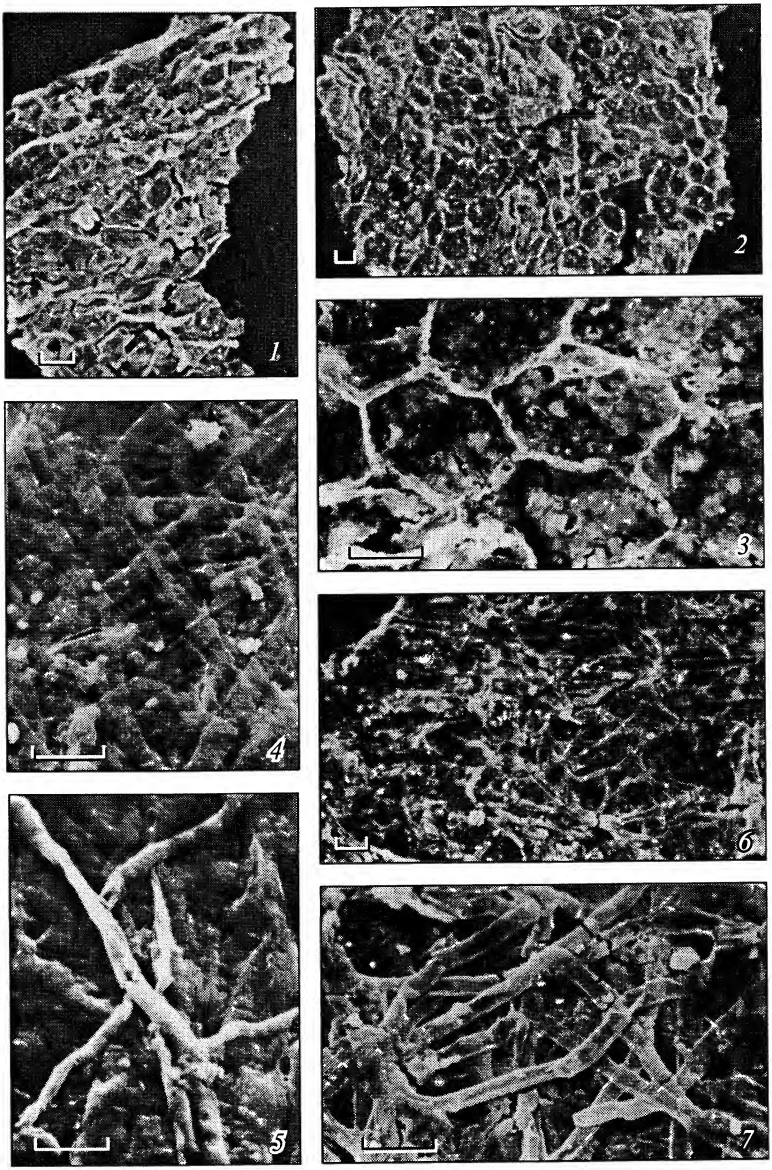


Таблица III. *1—7* — микроморфологические структуры ископаемого *Paramyrtacicarpus pluriloculaaris* (*1—4*, *6*, *7*) и современного *Campomanesia pubescens* (*5*) плодов.

1 — клетки экзо- и мезокарпа ископаемого плода; *2*, *3* — клетки мезокарпа ископаемого плода; *4*, *6*, *7* — трихомы эндокарпа ископаемого плода (различная степень фоссилизации); *5* — железистые трихомы эндокарпа современного плода. Масштабная линейка: *1—7* — 10 мкм.

К с. 1010

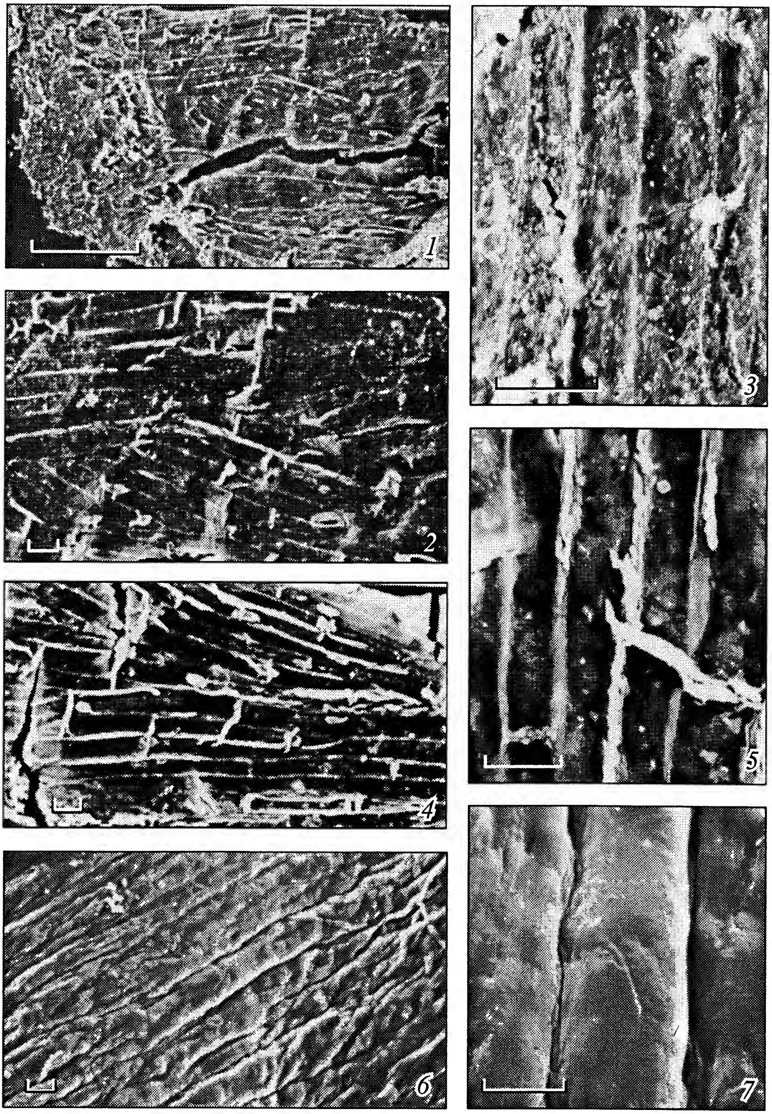


Таблица IV. *1—7* — клетки наружной поверхности семенной кожуры ископаемого *Paramyrtacicarpus plurilocularis* (*1—5*) и современного *Campomanesia pubescens* (*6*, *7*) семян.

1—5 — линейно вытянутые клетки наружной поверхности семенной кожуры ископаемого семени; *6*, *7* — линейно вытянутые клетки бороздчатой наружной поверхности семенной кожуры современного семени. Масштабная линейка: *1* — 100 мкм; *2—7* — 10 мкм.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 6)

Стр.

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILIS

Paramyrtacicarpus Ozerov **gen. nov.** 1010
Paramyrtacicarpus plurilocularis Ozerov **sp. nov.** 1010
Lindera vassilenkoi Iljinskaja **var. minima** Iljinskaja et Averyanova **var. nov.** . . 1001

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2004. VOL. 89. N 6)

Page

Baikova E. V. Structural types and morphogenesis of stamens in the genus *Salvia* (*Lamiaceae*) . . . 881
Degtjareva G. V., Samigullin T. H., Sokoloff D. D., Valiejo-Roman C. M. Gene sampling versus taxon sampling: is *Amborella* (*Amborellaceae*) a sister group to all other extant angiosperms? . . . 896
Yurtsev B. A. Some problems in the botanical-geographic division of the North-Eastern Asia . . . 908

COMMUNICATIONS

Yandovka L. F. Cytological analysis of microsporogenesis in *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) as related to water regime . . . 924
Bogoljubov A. G. Dynamics of biomass and morphometric characteristics of *Picea abies* (*Pinaceae*) in Piceetum sphagnoso-myrtillosum . . . 936
Egorova V. N. Dynamics of species composition and spectrum structure of life forms of the Oka River flood-plain flora in the course of natural and anthropogenic successions 957
Malysheva G. S., Malakhovsky P. D. The diversity of the Saratov Transvolga steppes and their modern state . . . 973
Elisafenko T. V., Semenova G. P. The life strategy of rare Siberian species of *Viola* (*Violaceae*) under cultivation . . . 986
Averyanova A. L. On *Lindera* (*Lauraceae*) and *Alangium* (*Alangiaceae*) from the Upper Eocene of the Akkezen' River (North-Eastern Kazakhstan) . . . 1000

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Ozerov I. A. A new genus *Paramyrtacicarpus* (*Myrtaceae*) from the Lower Eocene of the Northern Yakutia . . . 1008

FLORISTIC RECORDS

Bakalin V. A. *Macrodiplophyllum imbricatum* (*Scapaniaceae*, *Hepaticae*), a new species to the flora of Russia . . . 1016
Ermoschkin A. V. Floristic records of vascular plants in the Lower Amur basin . . . 1020
Melnik V. I. New species to the flora of Volhynian Upland (Ukraine) . . . 1022

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

Koksheeva I. M. A method of viability determination in pollen grains of *Rhododendron* (*Ericaceae*) representatives . . . 1027

HISTORY OF SCIENCE

Ikonnikov S. S. On participation of N. P. Ikonnikov-Galizkyi and Paul Aellen in «Flora of USSR» . . . 1031

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Gubanov I. A. *M. G. Nikolaeva, I. A. Pautova.* The brief dictionary of Russian plant names / Ed. by N. N. Tsvelev. St. Petersburg, 2002. 78 p. . . . 1033

CHRONICLES

Pimenov M. G., Ostroumova T. A., Kljuykov E. V. The Symposium «Apiales-2003» in Pretoria and two botanical excursions about South Africa . . . 1036
Index of new plant names . . . 1046

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2004. Т. 89. № 6)

Стр.

Байкова Е. В. Структурные типы и морфогенез тычинок в роде *Salvia* (*Lamiaceae*) 881

Дегтярева Г. В., Самигуллин Т. Х., Соколов Д. Д., Вальехо-Роман К. М. Является ли *Amborella* (*Amborellaceae*) сестринской группой по отношению ко всем остальным современным покрытосеменным растениям? (Значение отбора таксонов и отбора генов для молекулярно-филогенетического анализа) 896

Юрцев Б. А. Некоторые проблемы ботанико-географического районирования Северо-Восточной Азии 908

СООБЩЕНИЯ

Яндовка Л. Ф. Цитологический анализ процесса микроспорогенеза у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) в связи с водным режимом 924

Боголюбов А. Г. Динамика биомассы и морфометрических характеристик *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике сфагново-черничном 936

Егорова В. Н. Динамика видового состава и спектров жизненных форм флоры поймы реки Оки в ходе естественных и антропогенных сукцессий 957

Малышева Г. С., Малаховский П. Д. Разнообразие степей Саратовского Заволжья и их современное состояние 973

Елисафенко Т. В., Семенова Г. П. Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) в культуре 986

Аверьянова А. Л. О *Lindera* (*Lauraceae*) и *Alangium* (*Alangiaceae*) в позднем эоцене Аккезени (Северо-Восточный Казахстан) 1000

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Озеров И. А. Новый род *Paramyrtacicarpus* (*Myrtaceae*) из нижнего эоцена Северной Якутии 1008

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Бакалин В. А. *Macrodiplophyllum imbricatum* (*Scapaniaceae*, *Hepaticae*) — новый вид для флоры России 1016

Ермошкин А. В. Флористические находки сосудистых растений в бассейне Нижнего Амура 1020

Мельник В. И. Новые виды для флоры Волынской возвышенности (Украина) . . . 1022

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Кокшеева И. М. К методике определения жизнеспособности пыльцы у представителей рода *Rhododendron* (*Ericaceae*) 1027

ИСТОРИЯ НАУКИ

Иконников С. С. Об участии Н. П. Иконникова-Галицкого и Пауля Эллена в создании «Флоры СССР» 1031

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Губанов И. А. *М. Г. Николаева*, *И. А. Паутова*. Краткий словарь русских названий растений / Отв. ред. Н. Н. Цвелёв. СПб.: ООО «Росток», 2002. 78 с. 1033

ХРОНИКА

Пименов М. Г., Остроумова Т. А., Клюйков Е. В. Симпозиум «APIALES-2003» в Претории и две ботанические экскурсии по Южной Африке 1036

Указатель новых названий растений 1046

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006–8136 *Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 6. 881—1048.*